







738
-9

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER

IN GIESSEN.

VIERZEHNTER BAND.

MIT 52 TAFELN UND 59 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1901.



Uebersetzungsrecht vorbehalten.

1601

Inhalt.

Heft I

(ausgegeben am 11. October 1900).

	Seite
DÖFLEIN, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. Hierzu Tafel 1—4 und 23 Abbildungen im Text	1
VOIRIN, VALENTIN, Zur Morphologie und Biologie einiger Coccidien- formen; Coccidium oviforme LEUCKART und Coccidium fuscum OLT. Hierzu Tafel 5	61
ALLIS, EDWARD PHELPS, jr., The Pseudobranchial Circulation in Amia calva. With Plate 6	107
STITZ, HERMANN, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Hierzu Tafel 7—11	135

Heft II

(ausgegeben am 31. December 1900).

PAULCKE, WILHELM, Ueber die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (<i>Apis mellifica</i> ♀). Hierzu Tafel 12, 12a, 13 und 13a und 1 Textfigur	177
BORGERT, A., Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von <i>Aulacantha scolymantha</i> H. Hierzu Tafel 14—18 und 33 Textfiguren	203
MONTGOMERY, THOS. H., The Spermatogenesis of <i>Peripatus</i> (<i>Peripa-</i> <i>topsis</i>) <i>balfouri</i> up to the Formation of the Spermatid. With Plates 19—25	277

Heft III

(ausgegeben am 24. April 1901).

BEUTLER, BRUNO, Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (SCHAU- INSLAND 1896—1897). Die Anatomie von <i>Paryphanta hoch-</i> <i>stetteri</i> PFR. Hierzu Tafel 26—29	369
DE MEIJERE, J. C. H., Ueber das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. Hierzu Tafel 30—37	417
KOPPEN, HERMANN, Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstacheln von <i>Spinax niger</i> . Hierzu Tafel 38—40 und 1 Textfigur	477

Heft IV

(ausgegeben am 22. Juli 1901).

	Seite
PFEFFER, WILHELM, Die Sehorgane der Seesterne. Hierzu Tafel 41	523
GUENTHER, KONRAD, Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Hierzu Tafel 42	551
PETRUNKEWITSCH, ALEXANDER, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenerei. Hierzu Tafel 43—46 und 1 Textfigur	573
BERGH, R., Beitrag zur Kenntniss der Gattung Harpa. Hierzu Tafel 47.	609
BOVERI, TH., Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Hierzu Tafel 48—50	630

Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zelltheilung.

Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und andern Organismen.

Von

Dr. F. Dofflein.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

Hierzu Tafel 1—4 und 23 Abbildungen im Text.

Unsere Kenntniss der Lebensgeschichte der Cystoflagellaten weist noch grosse Lücken auf, welche bei diesen zarten Organismen nur während eines längern Aufenthalts am Meere sich ausfüllen liessen. So konnte ich dieses Ziel nicht anstreben, als im Jahre 1898 bei einem Aufenthalt an der californischen Küste mir ein reichliches Material von *Noctiluca miliaris* leicht erreichbar war; denn mein Aufenthalt dauerte nur eine beschränkte Zeit hindurch, und diese war reichlich durch andere Untersuchungen ausgefüllt. Somit musste ich nach einigen Beobachtungen am lebenden Thier mich damit begnügen, mit verschiedenen Methoden gut conservirte Thiere nach der Heimath zu schicken, um sie nach meiner Rückkehr zu verarbeiten.

Vor allem war es mir nicht möglich, den Conjugationsprocess, dessen Verlauf und Zusammenhang mit der Knospung noch durchaus ungenügend erforscht ist, zu studiren. Denn gerade die Copulation erfordert zu ihrem Studium besondere Vorsichtsmaassregeln, wegen der Aehnlichkeit ihrer Zustände mit denjenigen der Theilung.

So habe ich denn mein Hauptaugenmerk auf das Studium der Kerntheilungs- und Knospungsvorgänge gerichtet, da sie sich mir bald als eine wesentliche Stütze und Basis zur Erweiterung der Anschauungen, welche ich in meiner Arbeit über Karyokinese des

Spermakerns (97) ausgesprochen hatte, darstellten. Ich benutzte auch die Gelegenheit, die schon öfter von verschiedenen Autoren hervorgehobenen Analogien mit der Kerntheilung von *Spirochona* und *Kentrochona* auf Grund von eigenen Untersuchungen zu prüfen. Weiter habe ich noch eine Anzahl von Erscheinungen an Kern und Protoplasma verschiedener Protozoen und Metazoenzellen zum Vergleich herangezogen, wobei manche noch nicht beachtete oder nicht bekannte Thatsache angeführt werden wird. Es war daher notwendig, dieser Studie einen allgemeineren Titel zu geben, obwohl ihrem Inhalt hauptsächlich die Untersuchung von *Noctiluca* zu Grunde liegt.

Ich beabsichtige, in einem ersten Theil die Copulation von *Noctiluca*, wie sie sich nach den von mir gefundenen Thatsachen darstellt, in einem zweiten und dritten Theil Kerntheilung und Knospenbildung bei demselben Organismus zu schildern. Daran soll sich ein Abschnitt über Kerntheilung und Knospenbildung bei *Spirochona*, *Kentrochona* und einigen andern Organismen reihen, während ein fünfter Abschnitt die MORGAN'schen Centren in Echinodermeneiern zum Theil nach eigenen Untersuchungen behandeln wird. Die beiden letzten Abschnitte sollen meine theoretische Auffassung der Kern- und Plasmatheilungsbewegung und schliesslich den in einzelnen Details noch hypothetischen Entwicklungskreis von *Noctiluca* darstellen.

I. Die Copulation von *Noctiluca*.

Die bisherigen Beobachter weichen in ihren Angaben über die Copulationsvorgänge bei *Noctiluca* erheblich von einander ab. Diejenigen, welche lebendes Material studirt haben, stimmen aber in den Hauptsachen gegenüber den Untersuchern von conservirten Noctiluken überein. CIENKOWSKI, dessen zahlreiche Studien über Protozoen und Protophyten ihn als sehr zuverlässigen Beobachter erscheinen lassen, weicht in seiner Darstellung von ROBIN (78) und ISHIKAWA (91) ab. Mit ihm stimmt in den Hauptzügen PLATE (89) überein, welcher keine systematische Untersuchung, sondern nur eine Anzahl gelegentlicher Beobachtungen am Lebenden giebt.

Aus allen diesen Untersuchungen ist vor allen Dingen nicht klar geworden, ob thatsächlich die Schwärmerbildung von einer vorhergegangenen Copulation abhängig ist. Unsere jetzigen Kenntnisse gehen nicht über das hinaus, was BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk durch kritische Erörterung der damaligen Kenntnisse feststellte. Der Vorgang ist, in Kürze geschildert, demnach der folgende:

Zwei Individuen, welche sowohl im beweglichen als auch im ruhenden Zustand sich befinden können, verschmelzen mit der Peristomgegend, es entsteht schliesslich eine einzige Kugel von doppeltem Volumen, die Centralplasmen und Kerne verschmelzen mit einander. Bei den beweglichen Zuständen verschwinden während dieser Vorgänge Peristom und peristomale Organe, Bandgeissel und Flagellum werden abgeworfen oder eingezogen. Dies ist die Darstellung CIENKOWSKI's, mit welcher die spätere Schilderung PLATE's im Wesentlichen übereinstimmt.

Beide, sowohl CIENKOWSKI wie PLATE, haben die Vereinigung der Kerne direct unter dem Mikroskop verfolgen können. Davon weicht die Darstellung ISHIKAWA's sehr ab. Hauptsächlich durch einige Kerntheilungsbilder bestimmt, fasste er die Conjugation der Noctiluken nur als eine temporäre Vereinigung zweier Individuen, als einen Vorgang auf, der in seinem Wesen der Conjugation der Infusorien entsprechen würde. Betrachten wir die Skizzen, welche er seiner kurzen Notiz über den Gegenstand (ISHIKAWA, 91) beifügt, so wird uns klar, dass er Theilungsstadien für Conjugationszustände gehalten hat, wie ich dies schon in meiner vorläufigen Mittheilung (DOFLEIN, 99b) dargestellt habe. Es geht dies auch aus den Abbildungen hervor, welche ISHIKAWA selbst (94b) in seiner ausführlichen Abhandlung über die Theilung und Knospung von *Noctiluca* gegeben hat. Den Anlass zu dieser Verwechslung bot die eigenthümliche Form des Kerns im Beginn der Theilung, welche oft den Anschein von zwei neben einander liegenden Spindeln hervorruft, wie wir weiter unten sehen werden.

Wie so häufig bei Protozoen, sammelt sich nach meinen Beobachtungen im Plasma von *Noctiluca*, während der Vorbereitung zur Conjugation, ein Reservematerial in Form von Fetttropfen an. Dieses Fett ist nach Behandlung der Thiere mit Pikrinessigsäure oder Sublimat in schwachem Alkohol unlöslich, bleibt aber löslich in absolutem Alkohol, Xylol, Chloroform. Nach Behandlung mit osmiumhaltigen Gemischen schwärzt es sich sehr stark und wird unlöslich.

Der Nahrungspartikel entledigt sich der *Noctiluca*-Körper vor der Conjugation nur unvollständig. Man findet noch in Conjuganten und in eifrigst knospenden Thieren Reste der zuletzt gefressenen Nahrung. Immerhin ist *Noctiluca*, wie SCHAUDINN (99) es von *Trichosphaerium* schildert, „arm an Inhaltsgebilden während der reproductiven Periode“.

Das „Reservefett“ findet sich ausser in copulirenden Individuen auch in den sogenannten Ruhestadien. Dies weist mit Bestimmtheit darauf hin, dass wir es mit einem Reservematerial zu thun haben, wenn auch nicht ausgeschlossen ist, dass die leichte Substanz mit dazu beiträgt, die Schwebefähigkeit der tentakel- und geissellosen Stadien zu erhöhen; denn diese mögen durch die Veränderung ihrer Oberflächenverhältnisse und durch das dichtere Gefüge ihres Plasmas eine derartige Unterstützung brauchen.

Wie schon erwähnt, finden sich ähnliche Gebilde während der Reproductionszeit bei vielen Protozoen und Protophyten. Doch zeigen sie meistens bei den thierischen Organismen mehr die Eigenschaften von Eiweisstoffen, während sie bei Pflanzen durch verschiedene Stoffe, oft durch Stärke, gebildet werden.

R. HERTWIG (98), welcher in Cysten von *Actinosphaerium* derartige Gebilde fand, vergleicht sie mit den Dotterplättchen von Eiern, da sie in vielen Beziehungen sich wie Dotter verhalten. Wie der Dotter bei manchen thierischen Eiern durch Oele und Fette ersetzt wird, so auch die entsprechende Substanz anderer Protozoen bei *Noctiluca* durch das „Reservefett“.

Fig. 26 zeigt uns, wie diese Substanz in den Conjuganten vertheilt ist; das Reservefett (*Rf*) hat sich mit dem Haupttheil des Plasmas auf die Kerne concentrirt und umgiebt sie in so dichter Anordnung, dass sie vollkommen verdeckt sind. In der Fig. 26 sind zwei Thiere dargestellt, deren Verschmelzung schon ziemlich weit fortgeschritten ist.

Ein etwas früheres Stadium der Verschmelzung, bei welchem aber das Reservefett wegen der verschiedenen Behandlung nicht hervortritt, ist in Fig. 27 dargestellt. Das Plasma beider Thiere ist hier erst durch eine schmale Brücke verbunden, welche sich in der Richtung zwischen den beiden Kernen ausspannt. Das Bild dieser Figur ist in so fern ein etwas ungewöhnliches, als es den seltenern Fall darstellt, dass sich zwei Conjuganten mit einer vom Peristom entfernten Körperstelle verbinden. Dies ist dadurch gekennzeichnet, dass wir bei *Cy* in beiden Thieren die in der Resorption begriffenen peristomalen Organe noch erkennen können. Die jetzige Lage der Kerne beweist auch deren jeden Falls mit Hülfe von Plasmaströmungen bewerkstelligte Wanderung.

Mein Material enthielt verschiedenartige Stadien der allmählichen Vereinigung von Conjuganten und grössern Individuen, deren Masse zwei conjugirten Exemplaren entsprach. Bei solchen ist die Haupt-

masse des Plasmas zu einer Scheibe vereinigt, welche man eine „Keimscheibe“ nennen könnte, da sie, allmählich sich abfurchend, die Schwärmerknospen liefert. Solche Individuen sind vollständig kugelig, die Conjuganten sind gänzlich verschmolzen.

Trotzdem ich nicht glaube, dass eine Membran das gewöhnliche Stadium der *Noctiluca* umgiebt, nehme ich auch nicht mit BÜTSCHLI an, dass es sich um unverändertes Körperplasma handelt; vielmehr bin ich der Ansicht, dass die Aussenschicht eine festere Consistenz hat als das Centralplasma. Es stellt also eine Modification derselben dar; denn wenn es ebenso beweglich wie das übrige Plasma wäre — wo sollte denn dieses einen Stützpunkt für seine Bewegungen finden, ohne den Körper in amöboide Bewegung zu versetzen. Dennoch hat die Thatsache der raschen Verschmelzung dieser Thiere nichts ungewöhnliches an sich. Sahen wir doch bei manchen Organismen selbst nicht mehr lebende Theile, welche aber noch vollkommen von dem lebenden Plasma regiert werden, zur Verschmelzung gelangen. Man vergleiche die Verschmelzungen bei Rhizopoden, Infusorien, diejenigen, welche SCHAUDINN (99) für *Trichosphaerium*, oder gar diejenigen, welche ZUR STRASSEN (98) von den Schalen der *Ascaris*-Eier bei der Riesenbildung schilderte.

Welche Structurveränderungen der Kern bei der Conjugation erfährt, konnte ich nicht durch eine lückenlose Beobachtungsreihe feststellen. Jeden Falls wird an der Seite des Kerns jedes der Copulanten eine „Sphäre“ gebildet, welche bei der Wanderung der Kerne vorauszieht, so dass wohl der Vereinigung der Kerne eine solche der Sphären vorausgeht.

Ob die zur Vereinigung gelangenden Kerne eine besondere Anordnung ihrer Theile besitzen, muss ich dahin gestellt sein lassen. Ich fand sowohl Thiere, in denen die sich schon nahe gelagerten Kerne kaum von denen des ruhenden Thiers verschieden schienen, als auch solche, bei denen die Kerne noch weit von einander entfernt waren, aber trotzdem dieselbe Veränderung der Structur zeigten, wie wir sie später für die ersten Stadien der Theilung genauer kennen lernen werden.

Es ist also durchaus möglich, dass der Vereinigung der Kerne eine Reduction ihrer chromatischen Substanzen vorausgeht. Aber ebenso wenig wie die Thatsachen, zwingen uns die theoretischen Erörterungen, in diesem Moment des Lebenskreises von *Noctiluca* einen Reductionsvorgang zu suchen. Wie dies zu verstehen ist, habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung (99) auseinandergesetzt,

und ich werde im letzten Abschnitt dieser Studie nochmals darauf zurückkommen.

II. Die Kerntheilung von *Noctiluca*.

Der japanische Gelehrte ISHIKAWA war der Erste, welcher die moderne Fixirungs- und Färbungstechnik bei *Noctiluca* anwandte. Der Einzige, welcher vor ihm Kerntheilungsfiguren deutlich erkannt hatte, war ROBIN (78) gewesen. Während noch CIENKOWSKI der damals allgemein verbreiteten Ansicht huldigte, dass der Kern vor der Zelltheilung verschwinde, also sich dies bei der Theilung resp. Knospung von *Noctiluca* ebenso verhalte, wie man es für alle thierischen Zellen, besonders die befruchtete Eizelle annahm, beschrieb ROBIN am sich theilenden Kern Veränderungen, welche er mit Recht als Kennzeichen einer indirecten Kerntheilung auffassen konnte.

Die methodisch durchgeführten Untersuchungen ISHIKAWA's hatten sehr interessante Resultate und wurden viel beachtet und citirt. Sie litten aber an verschiedenen Mängeln, welche bereits von Andern erwähnt worden sind: einmal konnte man seine Resultate nicht recht mit den an andern Protozoen gewonnenen vergleichen; dann waren seine Methoden noch unvollkommen, ferner litt die Darstellung seiner Befunde darunter, dass er sich sehr bestrebt zeigte, sie in Einklang mit denjenigen an Metazoen-Zellkernen zu bringen. ISHIKAWA war auch der Erste, welcher unsere Kenntniss des ruhenden Kerns von *Noctiluca* seit den Angaben von MAX SCHULTZE erweiterte. Dieser hatte im Innern des Kerns bereits stärker lichtbrechende Körper entdeckt; da aber spätere Beobachter theils dieselben nicht wahrgenommen hatten, wie ROBIN und VIGNAL, theils auch auf Täuschung durch Bewegungserscheinungen im Kern beruhend erklärten, wie CIENKOWSKI, so musste auch BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk unsere Kenntniss vom Bau des *Noctiluca*-Kerns als sehr mangelhaft bezeichnen.

ISHIKAWA fand nun die von MAX SCHULTZE und von ALLMAN beschriebenen Differenzirungen im Kern wieder auf. Er fasste sie sofort als Gebilde auf, welche er mit den Chromosomen der Metazoenzellen homologisirte, und bezeichnete sie direct als Chromosomen; er fand sie als kugelige oder scheibenförmige Gebilde, oft in Ketten von wenigen bis mehreren vereinigt, und ging, beeinflusst von den WEISMANN'schen Ansichten über Chromatinreduction, sogar so weit, ihre Zahl genau bestimmen zu wollen. Wenn er auch in seinen

Figuren eine weitere Substanz in Form feiner Körnchen im ganzen Kernraum vertheilt einzeichnet, so übergeht er dieselbe dennoch vollständig in seinen Ausführungen. Auch bei der Darstellung der Kerntheilung sind seine Figuren und Beobachtungen besser als seine Deutungen. Jeden Falls ist in ISHIKAWA's Arbeiten ein bedeutender Fortschritt enthalten; er hat so viel gesehen, wie mit den damals üblichen Methoden möglich war; viele von seinen unrichtigen Deutungen waren durch die geringen Kenntnisse über die Kerntheilung bei Protozoen, welche man noch vor 6—8 Jahren hatte, bedingt.

Die Aehnlichkeit in den Kerntheilungsvorgängen bei *Noctiluca* mit denjenigen von *Actinosphaerium*, welche BÜTSCHLI schon nach der Darstellung von ROBIN aufgefallen war, schien nach ISHIKAWA's Befunden nur eine rein äusserliche zu sein, da er lange, stabförmige Chromosomen, deren Längsspaltung und Centrosomen beschrieb. Alle diese Bildungen mussten damals bei einem Protozoon sehr auffallen, und man mass den Befunden eine grosse Bedeutung für die Erklärung und phylogenetische Ableitung der Metazoenkaryokinese bei. Ja, ISHIKAWA selbst ging so weit, dass er die Cystoflagellaten wegen ihres ausserhalb des Kerns liegenden „Archoplasmas“ als Uebergangsformen zwischen Protozoen und Metazoen auffasste. Die erwähnten Schriften ISHIKAWA's stammen aus den Jahren 1891 und 1894 (ISHIKAWA, 91, 94a u. b). Ihnen liess er erst im vorigen Jahre (ISHIKAWA, 99) eine weitere Studie folgen. In derselben bestätigt er seine frühern Resultate, indem er nur einen wesentlichen Punkt berichtigen zu müssen glaubt: während er früher die Zellmembran zu jeder Zeit geschlossen sah, fand er sie jetzt in den mittlern Phasen der Theilung an den Polen geöffnet, Polfasern treten vom „Archoplasma“ her durch die Lücken und an seine Chromosomen. Er schildert die Entstehung des Tentakels aus dem Archoplasma, erweitert seine Angaben über die Entstehung der Sporengeissel aus der nämlichen Bildung und fügt sehr interessante theoretische Erörterungen im Anschluss an STRASBURGER, HERMANN u. A. an, welche meinen Anschauungen verwandt sind, wie sich später zeigen wird. — Schliesslich wäre von specieller Literatur über *Noctiluca* noch die in vieler Beziehung ausgezeichnete Arbeit von CALKINS (99) zu erwähnen. Dieselbe erschien als Separatdruck kurz vor der letzten Arbeit ISHIKAWA's und kam gleichzeitig mit derselben durch die Güte meines Chefs, Prof. HERTWIG, im Herbst 1899 in meine Hände.

CALKINS giebt eine ausführliche Darstellung vom Bau des

ruhenden Kerns, auf welche ich sogleich im Zusammenhang mit meinen eigenen Befunden zurückkommen werde. Er glaubt ferner auch in der ruhenden Zelle die Sphäre als Dauerorgan beobachtet zu haben. Im Gegensatz zu ISHIKAWA findet er die Theilungserscheinungen sehr abweichend von der typischen Mitose bei Metazoen. Die Entstehung der Chromosomen, welche er wie ISHIKAWA als lange Reihen von Granulen beschreibt, verläuft nach seiner Schilderung ganz anders, als der japanische Gelehrte es dargestellt hatte. Vor allen Dingen ist seine Beschreibung der Chromosomen-spaltung sehr merkwürdig. Die Chromosomen — lange Reihen chromatischer Körnchen — liegen, durch den Kern verlaufend, einander parallel und endigen sämmtlich mit freien, angeschwollenen Enden an der abgeplatteten, der Sphärenspindel zugekehrten Seite des Kerns. Sie bestehen aus zwei parallelen Reihen von Chromatinkörnchen und beginnen sich am verdickten Ende derart zu spalten, dass je eine Hälfte der Doppelreihe auf je einen Tochterkern entfällt. Die Membran, im Allgemeinen ganz erhalten, wird von feinen Oeffnungen an den Polen zu gewissen Zeiten durchbrochen. Während er im ruhenden Kern ein Centrosoma zu finden glaubt, kann er ein solches in den mittlern Stadien der Mitose nicht auffinden, sieht es erst wieder, wenn der Kern sich reconstruiert. Er ist überzeugt, dass ISHIKAWA in vielen Fällen das Centrosoma mit beliebigen Zellgranulen verwechselt hat, und bringt daher seine eigenen Behauptungen über das Centrosoma „with some hesitation“ vor. Dieses Zögern ist berechtigt, denn wozu sollen zwei der Theilung dienende Zellorgane wie Sphäre und Centrosoma neben einander existiren, unabhängig von einander entstehen und functioniren? Worin liegt die Logik dafür verborgen, dass das Centrosoma dann verschwindet, wenn man denken sollte, dass es am wichtigsten wäre? Die theoretischen Anschauungen von CALKINS werde ich im Zusammenhang mit meinen eigenen erörtern.

Meine Beobachtungen über die Structur des ruhenden Kerns sind von denen der frühern Autoren abweichend. CALKINS, welcher am weitesten auf Details eingeht, schildert den Kern als bläschenförmig und seine Form, gemäss den Angaben der Autoren, in ganz richtiger Weise als oval, elliptisch oder kuglig, seine Grösse als wechselnd. Seine Bilder und Beschreibungen der feinern Kern-structur entsprechen nicht den thatsächlich vorhandenen Verhältnissen, welche ich an Hunderten von Kernen bei der verschiedenartigsten Conservirung und Färbung studiren konnte. Er findet

innerhalb des von einer starken Membran umschlossenen Kerns zahlreiche feine Kernchen, welche sich mit sauren Farbstoffen färben sollen, daher vergleicht er sie mit dem Oxychromatin HEIDENHAIN's, hebt aber ausdrücklich hervor, dass sie nicht in einem Lininnetzwerk vertheilt sind. Ausserdem findet sich Basichromatin in 8—11 oder mehr klumpenartigen Anhäufungen; es sind dies die Nucleolen früherer Autoren, Chromosomen nach ISHIKAWA; CALKINS nennt sie Karyosomen oder Chromatinreservoirs. Sie seien aber nicht Verdichtungen in einem allgemeinen basichromatischen Reticulum, sondern sollen ein solches der höhern Thiere vertreten.

Solche Vorstellungen konnten bei einem genauen Studium von Schnitten und bei einer hinreichenden Kenntniss des Kernbaues anderer Organismen nicht gewonnen werden. Auch ist das Vertrauen von CALKINS zu den Farbgemischen kein gerechtfertigtes, wenn es auch von vielen Histologen getheilt wird. Ich brauche mich auf eine Kritik der Doppelfärbungen mit Anilinfarben nicht einzulassen, da die Ausführungen von FISCHER (1899) in diesem Punkte sicherlich das Richtige treffen. Da es jeden Falls wahrscheinlicher ist, dass die verschiedene Färbung der verschiedenen Chromatinkörner von einer verschiedenen Dichtigkeit derselben, als dass sie von chemischer Differenz herrührt, so habe ich beide Chromatine nicht chemisch unterscheiden können; ich habe bei Färbungsversuchen ebenso oft die umgekehrten Färbungen als die angeblich geforderten erzielt, und da mir dies bei vielen andern Objecten ebenso ging, so schliesse ich mich ganz und gar der FISCHER'schen Kritik dieser Methoden an.

Wie bei allen Kernen, thierischer wie pflanzlicher Organismen, welche bisher genauer studirt worden sind, liegt der Structur des *Noctiluca*-Kerns zunächst ein chromatisches Gerüst zu Grunde. Dasselbe ist in Form eines alveolären Netzwerks mit einem die Oberfläche des Kerns begleitenden Alveolarsaum angeordnet. Diese Anordnung ist bei der Mehrzahl meiner gut conservirten Objecte deutlich und leicht zu erkennen; bei den schlecht conservirten ist sie schwieriger wahrnehmbar, weil sie von anders gearteten Ausfüllungen bedeckt ist. Ich halte die erstern aus dem Grunde für die gut conservirten, weil ihr Zellkörper die Anordnung der Theile zeigt wie am lebenden Thier, weil die Kerne dasselbe Bild darbieten, welches man, wenn auch nicht bei *Noctiluca*, so doch bei zahlreichen andern Organismen im Leben sehen kann, und weil dasselbe bei allen andern Conservierungsmethoden deutlich wird.

Das achromatische Maschenwerk ist mit feinst vertheilten Körnchen von färbbarer Substanz erfüllt, welche ich, dem üblichen Brauch entsprechend, als Chromatin bezeichne (Fig. 2). Die Kernmembran zeigt sich nur als eine Verdickung der äussern Wand des Alveolarsaums; in dieselbe zeigt sich an manchen Präparaten ebenfalls Chromatin eingelagert. Während in der Regel die Vacuolen des Wabenwerks im conservirten Material frei von Substanz sind, fällt in denselben regelmässig bei Sublimatfixirung und in seltenen Fällen bei Osmiumfixirung eine Substanz von ganz geringer Färbbarkeit in globulärer Form aus (Fig. 3). Ich halte sie für eine Fällung aus dem Kernsaft; entsprechende Fällungen aus dem Zellsaft sind häufig zu beobachten.

Auf den feinen Schnitten nehmen sich bei gewöhnlicher Färbung die Karyosomen oder Chromatinreservoirs CALKINS', die Chromosomen ISHIKAWA's, welche ich in Uebereinstimmung mit den ältern Autoren als Nucleolen bezeichnen werde, nur wie Verdichtungen in dem achromatischen Netzwerk aus, innerhalb deren die Chromatinbrocken besonders dick und dicht gelagert sind. Betrachten wir sie am ganzen Kern, so bemerken wir, dass sie vorwiegend in den äussern Zonen der Kernmasse gelegen sind, wenn sie auch im Innern nicht ganz fehlen. Sie sind bald vereinzelt, bald in Ketten zusammengefügt; ihre Anzahl ist eine sehr wechselnde. Diese Nucleolen haben in der Regel eine rundliche bis ovale Gestalt, sie sind nach aussen scharf begrenzt (Fig. 1—3 u. 5).

Auf feinen Schnitten sieht man die Grundsubstanz dieser Nucleolen ebenfalls in Form eines Netzwerks angeordnet, wie dies besonders deutlich Fig. 3 zeigt. In der Grundsubstanz, welche sich schon bei gewöhnlichen Färbemethoden, besonders aber bei der Eisenhämatoxylinfärbung vom Achromatin abhebt, liegen feine und gröbere Körner von Chromatin eingelagert. Wendet man auf solche Schnitte nach vorausgegangener Boraxkarminfärbung die zweite LIST'sche Berlinerblau-Methode an, so erhält man scharfe Contrastbilder an den Nucleolen: während das Achromatin des Kerns ungefärbt blieb, ist das Chromatin in Kern und Nucleolen roth, die Grundsubstanz der Nucleolen, welche wir dem Gebrauch für die Nucleolen anderer Organismen gemäss das Plastin nennen wollen, blau gefärbt (Fig. 1, 3). Wir haben also, der Form wie Substanz nach, Nucleolen vor uns, wie sie besonders in den Keimbläschen unbefruchteter Metazoeneier häufig vorkommen; solche Nucleolen, welche aus Plastin und Chromatin bestehen, sind ja schon wiederholt beschrieben worden, man vergleiche dafür HERTWIG (98a u. b), LIST (96), DOFLEIN (99b) u. A. Ich selbst

habe in der letzt citirten Arbeit beim Keimbläschen von *Bdellostoma* auch den netzigen Bau von Nucleolen beschrieben; in allen Beziehungen mit den hier von *Noctiluca* geschilderten Verhältnissen übereinstimmende Befunde erhielt jüngst ein Schüler unseres Münchener Laboratoriums an Nucleolen der verschiedensten wirbellosen Organismen (HARTMANN, 1900, noch nicht publicirt).

Im ruhenden Kern ist gegenüber der Behauptung von CALKINS keine Spur von einem Centrosoma zu sehen. In Kernen, welche sich zur Theilung anschicken, kann man manchmal einen Nucleolus sich besonders dunkel färben sehen, vielleicht weil seine Substanz zur Ausscheidung bestimmt ist; doch handelt es sich dabei um Chromatinfärbung, von einem Centrosoma kann nicht die Rede sein. Bereitet sich ein *Noctiluca*-Kern zur Theilung vor, so giebt sich dies zunächst in einer Auflockerung der Nucleolarsubstanz kund. In vielen Fällen, besonders an Totalpräparaten und bei schwacher Vergrösserung, zeigt sich dann an Stelle von einem oder wenigen grossen Nucleolen eine grössere Anzahl von kleinern (Fig. 8). Auf dünnen Schnitten bei starker Vergrösserung erkennt man eine feinere Verästelung der Platinstränge und auf denselben eine sehr feine Vertheilung des Chromatins (Fig. 6). In solchen Stadien zeigt das übrige Chromatin des Kerns keinerlei besondere Anordnung gegenüber dem Ruhezustand. Möglicher Weise sind diese Bilder auch als in den Cyclus vegetativer Veränderungen gehörig zu betrachten, welche wir bei Durchmusterung einer grössern Anzahl von Individuen an ihren Kernen wahrnehmen.

Diese vegetativen Veränderungen, die offenbar von den Ernährungszuständen der Thiere abhängen, finden ihren Ausdruck hauptsächlich in Zahl und Grösse der Nucleolen, sowie in deren wechselndem Chromatinreichthum. Ich fand sogar einige Mal Bilder, wo der Kern eine amöboide Form besass und auf dem achromatischen Netz neben dem Chromatin viele kleine Nucleolen von gleicher Grösse regelmässig vertheilt waren. In diesen Fällen beschränkten sich die Nucleolen nicht auf die äussern Regionen des Kerns, sondern erfüllten seinen ganzen Raum. Die Kerne boten daher schon bei schwacher Vergrösserung ein ganz anderes Bild als sonst: während gewöhnlich in der gefärbten Masse oberflächliche Vacuolen liegen und die Nucleolen zu enthalten scheinen (Fig. 1), zeigte in jenen abnormen Fällen der ganze Kern ein gleichmässig granulirttes Aussehen. Welcher Art von Vorgängen diese vegetativen Veränderungen ihre Entstehung verdanken, kann ich nicht entscheiden, weil ich keine Experimente gemacht habe.

In Kernen, welche unmittelbar vor der Theilung stehen, erkennt

man eine sehr feine Structur des Maschenwerks, das freie Chromatin ist ebenfalls sehr fein vertheilt (Fig. 4). Die Nucleolen sind an dem einen Pol des Kerns zusammengedrängt, an welchem sich eine Einbuchtung zu bilden beginnt. Ihr Aussehen ist ein verschiedenes, die meisten von ihnen verlieren jeden Falls ihren geschlossenen Bestand, ihre Substanz wird auf das Kerngerüst vertheilt, wobei sie sich oft sehr in die Länge strecken, in ihrem Aussehen an Totalpräparaten Chromosomen vortäuschend (Fig. 9). ISHIKAWA, welcher schon die Nucleolen des ruhenden Kerns für Chromosomen gehalten hatte, liess sich thatsächlich von solchen Bildern täuschen, während CALKINS ganz richtig zwischen den Producten seiner Chromatinreservoirs und den Chromatinsträngen unterscheidet, welche dem Kerngerüst selbst entstammen.

Oft noch ehe der Kern sich unipolar differenzirt, lässt sich an ihm eine Art von Spiremstadium erkennen. Die Alveolen seiner Grundsubstanz sind dann in fortlaufenden Reihen angeordnet; die Chromatinkörner folgen dieser Anordnung, indem sie sich meist an den Knotenpunkten des Gerüsts befinden. Die Nucleolen dagegen sind, zu unregelmässigen Klumpen zusammengebacken, noch deutlich erkennbar (Fig. 13).

Spuren der letztern sind in allen Stadien der Theilung noch zu erkennen, wie das ja auch für *Ceratium hirundinella* nach LAUTERBORN's Darstellung (95) bekannt ist. Ein Präparat, wo von Nucleolen sehr wenig zu erkennen ist, sehen wir in Fig. 11 dargestellt; es handelt sich um einen Schnitt durch die centrale Partie eines Kerns, die Oberfläche desselben Kerns zeigt in Fig. 10 Nucleolen. In Fig. 11 ist das Chromatin ganz an dem einen Pol des Kerns zusammengezogen, von dem Klumpen strahlen achromatische Fäden zur Kernmembran aus. Das ganze Bild erinnert an die Anfangsstadien der Nebenkerntheilung von Infusorien. Doch halte ich dieses Bild nicht für ganz normal, für nicht sehr gut conservirt. Immerhin ist es von gewissem Interesse.

Bald darauf erfährt der Kern eine Aenderung seiner Form, er differenzirt sich unipolar; unzweifelhaft ist dies ein Ausdruck von Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma, die Bilder, welche dann entstehen, ähneln ausserordentlich den Anfangsstadien der Kerntheilung von *Actinosphaerium*, den Stadien, in welchen R. HERTWIG (98) die Bildung des Centrosoms beschreibt. Die Aehnlichkeit zwischen dem *Noctiluca*- und *Actinosphaerium*-Kern in diesen Stadien ist so frappant, dass schon BÜTSCHLI auf Grund der Untersuchungen von ROBIN und R. HERTWIG (84) diese Thatsache hervorhob.

Wie aus den verschiedenen Präparaten hervorgeht, verändert zunächst der Kern seine Gestalt an einem beschränkten Bezirk seiner Oberfläche in amöboiden Bewegungen (vergl. Fig. 14 u. 15). Es werden Fortsätze ausgestreckt, und schliesslich resultirt eine Abplattung, dann eine mehr oder minder ausgesprochene Einsenkung an dem einen Pol des Kerns (Fig. 9—11, 14, 15, 30). Alle diese Bilder sind nach meiner Ansicht durch Austritt von jeden Falls flüssiger Substanz aus dem Kern veranlasst. Die achromatische Grundsubstanz ordnet sich in Reihen von Waben an, und demgemäss erscheinen die Chromatinkörner ebenfalls in Reihen angeordnet, welche von dem activen Pol nach dem entgegengesetzten verlaufen. Bei starken Vergrösserungen kann man erkennen, dass die Chromatinkanhäufungen oft aus mehreren (3—4) mikrosomalen Gebilden bestehen; nach meiner Ansicht ist jede derartige Anhäufung als Chromosom aufzufassen, wenn man in diesem Falle überhaupt von solchen reden will; die frühern Autoren haben die ganzen Reihen für Chromosomen gehalten, so besonders ISHIKAWA und CALKINS.

Das Plastin hat offenbar zum grossen Theil Verwendung bei der Vereinigung des fein vertheilten Chromatins zu den „Chromosomen“ erhalten; grosse Brocken sind aber auch jetzt noch nachweisbar (Fig. 14, 15); in diesen Stadien scheinen mir aber die Nucleolen zum grössten Theil reine Plastinnucleolen zu sein, was also sehr mit den Verhältnissen bei *Actinosphaerium* übereinstimmen würde. Die Aehnlichkeit des Gesamtbildes der Kerne auf diesem Stadium wird am besten illustriert durch den Vergleich der fig. 1, tab. 4 bei HERTWIG (98) mit meiner Fig. 14.

In dem Stadium der Fig. 15 erkennt man, dass die Chromosomenreihen nicht bis an die Kernmembran des activen Pols herantreten; vielmehr befindet sich, an letztere anschliessend, eine Zone, in welcher das Chromatin in Auflösung begriffen erscheint. Somit wird unter den Substanzen, welche am activen Pol des Kerns ausgeschieden werden, sich auch Chromatin oder ein Derivat von solchem finden. Dies wird auch dadurch bewiesen, dass die dem activen Kernpol anliegende Protoplasmaregion in dieser Periode, sowie in den darauf folgenden, in auffallender Weise färbbar ist.

Diese Region, welche fast wie ein abgeschlossenes Ganze, wie ein Zellorgan erscheint, ist die sogenannte „Sphäre“. In diesem Stadium ist sie am lebenden Thier in Folge ihrer dichten Beschaffenheit viel deutlicher sichtbar als der Kern; sie ist von manchen Beobachtern des lebenden Thiers mit dem Kern verwechselt worden. Der Ueber-

tritt von Chromatin aus dem Kern macht sie auch im conservirten Zustand so stark färbbar, dass sie — intensiver gefärbt als der Kern — bei oberflächlicher Betrachtung mit schwacher Vergrößerung regelmässig für den Kern gehalten wird.

CALKINS hat, von dem Bestreben geleitet, die Befunde bei *Noctiluca* mit denjenigen an verschiedenen andern in der letzten Zeit untersuchten Protozoen in Einklang zu bringen, einen abgegrenzten Theil im Protoplasma der ruhenden *Noctiluca* unterschieden und als die „Sphäre“ der ruhenden Zelle bezeichnet. Er selbst erwähnt aber bereits, dass man an mit Osmiumgemischen gut conservirten Exemplaren deutlich erkennen könne, dass die Substanz dieser Sphäre in das Gerüst des Zellplasmas mit Fortsätzen continuirlich übergehe. Diese Sphäre ist aber nach meinen Erfahrungen in der ruhenden Zelle durchaus nicht regelmässig zu constatiren; wo sie vorhanden ist, kann man sie aber auch nicht als ein Zellorgan anerkennen, sie ist nur eine besonders fein structurirte Region des Centralplasmas. Diese feinere Structur hat wohl ihren Grund in den Beziehungen zu den Bewegungsorganen, vielleicht auch darin, dass sie unter dem Einfluss von regelmässigen Stoffwechselvorgängen im Kern steht. Ebenso wenig wie regelmässig vorhanden ist diese Region scharf abgegrenzt; man sieht nicht selten Nahrungsbestandtheile der sehr gefrässigen Noctiluken in die Sphäre hineinragen und dort ebenso umschlossen werden wie sonst wo im Plasma. Besonders die langen Zellketten von Diatomeen und Cyanophyceen kommen nicht selten in diese Lage. So hat denn auch keiner der frühern Autoren hier ein besonderes Zellorgan wahrnehmen können. Trotzdem hat CALKINS Recht, wenn er in der Sphäre ein Gebilde von extranucleärem Ursprung erblickt und wenn er der Ansicht ist, dass diese Sphäre erst durch etwas aus dem Kern Austretendes activ gemacht wird. Aber, wie wir sogleich sehen werden, weichen meine Anschauungen über die Art und Weise, in welcher diese principiellen Bedingungen erfüllt werden, sehr von denjenigen CALKINS' ab.

Ich habe vor allen Dingen in dem Stadium, wo der Kern unipolar differenzirt ist, niemals eine Durchbrechung seiner Membran wahrnehmen können. In Folge dessen muss ich annehmen, dass alle Substanzen, welche aus ihm in das Zellplasma gelangen, in flüssiger Form die Zellmembran durchsetzen. Abgesehen auch davon, weisen alle Bilder in den mikroskopischen Präparaten auf einen Stoffaustausch in dieser Form hin. So wenig ich innerhalb des ruhenden Kerns ein Centrosoma nachweisen konnte, so wenig habe ich in diesen Stadien

ein Bild erhalten, welches sich so deuten liess, dass ein geformtes Centralorgan, ein Centrosoma, aus dem Kern austräte.

Betrachten wir vielmehr ein Bild, wie Fig. 15 es darstellt, genauer, so kann uns dessen Entstehung nicht zweifelhaft sein, wenn wir den Bau des Protoplasmas studirt haben und nicht nur den Kern und seine Erscheinung im conservirten Präparat berücksichtigen, sondern den Gesamtorganismus und zwar als lebendes Gebilde betrachten.

Indem ich zunächst davon absehe, wie eine Contraction im lebenden Protoplasma zu Stande kommt, will ich das Bild schildern, welches die Sphäre darbietet und welches übereinstimmt mit dem Bild einer localen Contraction im Zellplasma.

Diejenige Substanz, welche im Zelleib der *Noctiluca* die continuirliche Substanz ist, ist in Form eines Wabenwerks angeordnet. Es ist dies am conservirten Thier mit aller Deutlichkeit zu erkennen, und es erweisen sich alle Anordnungen, welche die physikalische Analyse für eine derartige Structur verlangt, als thatsächlich vorhanden. Ich sehe also eine alveoläre Structur im Sinne BÜTSCHLI's, wie ich sie auch bei andern Protozoen (DOFLEIN, 97, 98a) oft sehen konnte, in meinen conservirten Präparaten gegeben. Da ich sie bei vielen andern Protozoen und Metazoenzellen auch im Leben gesehen habe, so nehme ich an, dass sie auch bei *Noctiluca* im Leben vorhanden ist. Dabei möchte ich aber bemerken, dass ich mich damit nicht dafür entscheide, in der Alveolarstructur zugleich auch eine Elementarstructur des Protoplasmas zu erblicken, und zwar aus Gründen, die ich an diesem Ort nicht aus einander setzen will, da ich die Beobachtungen, welche mich dazu bewegen, noch nicht abgeschlossen habe.

Das Gerüstwerk umschliesst nun im Leibe der *Noctiluca* zahlreiche grosse und kleine Vacuolen, welche mit einer wässrigen Flüssigkeit erfüllt sind. Aber ebenso wenig wie diese Flüssigkeit einheitlich ist, ebenso wenig besteht die Gerüstsubstanz rein aus Protoplasma. Denn ich glaube, das bedarf keiner weitem Erörterung, dass die lebende, sich bewegende Substanz die continuirliche, d. h. die Gerüstsubstanz ist. In derselben sind zahlreiche Granula, Excret- und Reservestoffe, in Umwandlung begriffene Theile der Nahrung und allerhand Producte der lebenden Substanz vertheilt. Es ist wohl klar, dass ich hier nur die Anordnung und nicht „die Elementarstructur“ des Protoplasmas meinen kann. Sowohl auf die Vertheilung der Flüssigkeitsvacuolen als auch dieser Inhaltsgebilde des Plasmas hat die polare Ausscheidung aus dem Kern einen Einfluss.

Wir sehen eine Zone von Gerüstsubstanz sich concentriren, d. h.

in einer Region werden nach allen Seiten radiär von einem Punkte aus die Flüssigkeitsvacuolen peripheriewärts verdrängt. Es tritt also eine Contraction der eigentlichen Bewegungssubstanz, des Protoplasmas, ein. Diese Contraction verdrängt zu gleicher Zeit auch die granulären Einlagerungen der Gerüstsubstanz, indem die grössten, am weitesten gegen die Peripherie getrieben, zwischen den grossen Flüssigkeitsvacuolen sich lagern, die feiner eine kuglige Rindenschicht um den innern, feinst structurirten Theil des Systems bilden. Wir haben ein Bild vor uns, wie Fig. 15 es darstellt; es ist dies die Sphäre der Autoren.

Definition und Begrenzung dieses Gebildes sind ebenso schwierig wie diejenige aller Gebilde, welche man als „Centrosomen“ beschrieben hat. Wir können die Begrenzung aber willkürlich bestimmen, weil das Gebilde continuirlich mit dem übrigen Zellkörper zusammenhängt, weil es in ihm nur eine Verdichtung darstellt. Wir wählen die Grenze, welche die dunkle granulirte Zone nach aussen abschliesst, zur Umschreibung der Bildung, aus dem Grunde, weil sie insbesondere in den spätern Stadien der Knospung sehr scharf erscheint, besonders wo in den mit Osmium conservirten Präparaten die vielen feinen Granula gebräunt sind. Aber nochmals sei hervorgehoben, dass von keiner abgegrenzten Bildung, keinem Zellorgan die Rede ist, dass die feinen Strahlen, in welche die Figur in feinen Schnitten ausläuft, dadurch entstanden sind, dass auf plasmatischen Strängen der Gerüstsubstanz Granula der feinen Art, noch dicht zusammen gedrängt wie in jener „Rindenschicht“ selbst, sich von dieser aus etwas weiter erstrecken. — Die Contractionserscheinung scheint ihre Wirkung auch auf Tentakel und Geissel (bei der gewöhnlichen Zelltheilung) auszu dehnen; denn diese werden eingezogen, und einige Präparate weisen mich darauf hin, dass ihre Substanz zur Bildung der Sphäre beiträgt. Als concentrirte Bewegungssubstanz hat sie ja in hervorragendem Maasse die Eigenschaften, um sich der Sphäre ohne weiteres beimischen zu können.

Ich bezeichne die Bildung, wie ich es bisher gethan habe, mit dem indifferenten Namen einer „Sphäre“, weil derselbe keine Homologisirung enthält.

Da die Sphärenbildung vom Kern aus angeregt ist, erweist dieser sich als bestimmenden Factor der Theilung. Denn die Sphärenbildung ist die wesentliche einleitende Erscheinung der Kern- und Zelltheilung. Ich habe auf keinem Stadium der Theilung eine Durchbrechung der Kernmembran in irgend einer Form erkennen können. Auch der

Augenschein lehrt, dass Sphäre und Kern in ihrer Theilung nicht durchaus von einander abhängig sind.

Nachdem die Sphäre fertig gebildet ist, ist der Kern am activen Pol, über welchem jetzt die Sphäre liegt, stark eingefallen. Seine früher kuglige bis ovale Gestalt ist dadurch ausgesprochen nierenförmig geworden. In den Bereich der entstandenen Delle erstreckt sich die Sphäre hinein. Im innern Aufbau zeigt der Kern sein achromatisches Gerüst in fast parallelen Längsreihen von Waben angeordnet. Besser als Worte wird die Fig. A diese Verhältnisse erläutern, welche einen keilförmigen Schnitt aus einem Kern dieses Stadiums darstellt.

In der Folge plattet sich der Kern immer mehr in der Richtung vom activen Pol nach dessen Gegenpol ab; die Dellenregion streckt sich zunächst mehr in die Länge, und aus ihrem Material gehen die definitiven Pole der Kernspindel hervor. Manchmal kommt es vor, dass sich der Kern vorher stark in die Breite streckt, so dass er um die entstandene Sphärenfigur einen fast vollständigen Ring bildet. Ganz geschlossene Ringe habe ich nicht gesehen (vergl. Fig. B). Schliesslich in den mittlern Stadien der Theilung hat der Kern die Form eines Parallelogramms mit abgerundeten Ecken angenommen, dessen Ränder besonders an beiden Längsseiten stark aufgebogen sind. Da die Abplattung noch weiter zugenommen hat, so hat die Kernfigur einen sehr niedrigen Querschnitt.

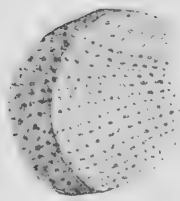


Fig. A.

Die chromatischen Stränge mit den darauf vertheilten Chromatinkörnern ziehen sich aus, doch veranlasst die complicirte Form des Kerns schwer entwirrbare Anordnungen der Reihen. Sie schlingen sich auf dem Totalbilde mannigfach durch einander, und auf Schnitten erscheinen sie oft seltsam zerstückelt. Zur Bildung einer Aequatorialplatte kommt es nicht. Wenn ich an Totalbildern etwas derartiges zu sehen glaubte, so stellte sich das auf den Schnitten als eine Täuschung heraus, wie in dem Fall der Fig. 16. Hier sind eine grössere Anzahl von Nucleolen noch vorhanden und diese in die Region des Aequators hauptsächlich zusammengedrängt, während übrigens auch in den andern Theilen der Kernspindel solche zu sehen sind. Die Chromatinmasse aber zeigt sich deutlich als feine Körnchen in Längsreihen angeordnet. Zu Spaltungen der Chromosomen kommt es in keiner Weise, die Theilung verläuft vielmehr ganz ähnlich wie bei einem Kern von *Ceratium hirundinella* nach LAUTERBORN's Dar-

stellung oder wie bei einer ganzen Reihe von Infusorien nach meinen eignen Erfahrungen.

Die Sphäre hat unterdessen folgende Veränderungen durchgemacht: Ihre Substanz hat sich zunächst zu einem cylindrischen Gebilde in die Länge gezogen. In diesem Stadium erstarrt das concentrirte Protoplasma oft in merkwürdigen Formen bei der Conservirung. Durch das Exemplar, welches in Fig. 30 total dargestellt ist, wurden Schnitte von 5 μ Dicke gemacht, welche leider nicht ganz senkrecht zur Axe verliefen. Doch waren sie in so fern interessant, als sie mir fast senkrecht und ausgesprochen längsschiefe Schnitte durch dasselbe Gebilde boten. In Fig. 10 und 11 sind zwei solche Schnitte dargestellt. Der Querschnitt (Fig. 11) geht durch die Mitte von Kern und Sphäre und zeigt uns die Substanz der letztern in zahlreiche prismenförmige Stränge zerfallen, was an dem oberflächlichen Schnitt (Fig. 11) noch deutlicher ist. Besonders interessant ist an diesen Bildern die Beziehung der Sphäre zum umgebenden Plasma. Die Strangform, in welcher die Masse erstarrt ist, scheint mir auf den Bewegungsdruck, während dessen die Abtödtung eintrat, hinzuweisen.

Späterhin beginnen die Pole dieser plasmatischen Spindel anzuschwellen, es entsteht eine Hantelform. Das Verbindungsstück der beiden Pole ist tief in die Rinne eingelagert, welche der sich in die Länge streckende Kern nunmehr bildet (Fig. B). Die nebenstehende Figur ist nach einem Kern angefertigt, welcher sammt seiner Plasmaspindel aus dem Zellkörper isolirt worden war. Diese Stadien der Theilung hat vor allen CALKINS ganz richtig erkannt, sehr gut geschildert und abgebildet, so dass ich wenig hinzuzufügen habe.

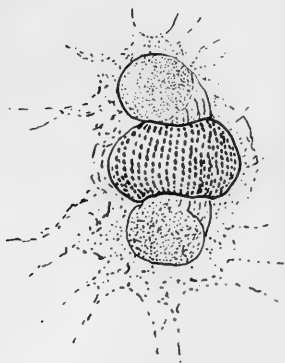


Fig. B.

Je mehr die Tochttersphären aus einander weichen, desto mehr löst sich der verbindende Theil der Plasmaspindel in einzelne Stränge auf. Diese haben ganz das Aussehen der Fasern einer Centralspindel oder der Spindelfasern, welche wir bei andern Organismen zu den Chromosomen ziehen sehen (vergl. Fig. 16 u. 32). Beim weitem Verlauf des Vorgangs werden diese Spindelfasern immer weniger, bis sie schliesslich zu einem einzigen dünnen Strang verkleben (Fig. 21 u. 34). Bei den spätern Theilungen des Knospungsvorgangs findet überhaupt die Zertheilung in Spindelfasern nicht statt, sondern die Plasmaspindel erscheint stets als dichtes, ein-

heitliches Gebilde. In jenen Stadien ist die Sphäre und die Plasmaspindel so scharf gegen das lockere umgebende Plasma abgegrenzt, dass man beim Studium nur solcher geknospter Individuen wohl auf die Vermuthung kommen könnte, man habe es mit einem besondern Zellorgan zu thun.

Der die beiden Sphären verbindende Strang liegt so tief in der Rinne des Körpers eingebettet, dass Schnitte, wie Fig. 21, den Kern vollkommen in zwei Theile getrennt erscheinen lassen. Ein etwas tiefer, unterhalb der Rinne geführter Schnitt zeigt den Kern wieder als einheitliches Gebilde.

Haben sich Kern und Plasmaspindel in die Länge gestreckt, so pflegt zuerst der Verbindungsstrang der letztern durchzureissen. Die Sphären, welche schon vorher in seichten Einbuchtungen der Kernpole lagen, erwecken nunmehr vollkommen den Eindruck der Centrosomen und Polstrahlungen in sich theilenden Metazoenzellen.

Nun beginnen sich im Kern die chromatische Substanz und die Nucleolen immer mehr an den Polen zu concentriren. Der Umriss des Kerns wird ebenfalls allmählich hantelförmig (Fig. 24), die Verbindung seiner beiden Hälften immer dünner, bis sie schliesslich durch-

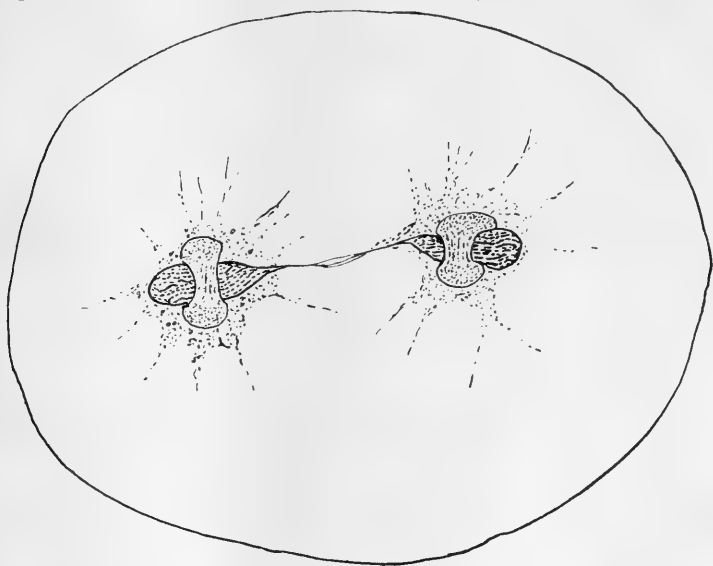


Fig. C.

reisst. Letzteres geschieht bei den knospenden Individuen in der Regel erst, wenn die Sphären bereits von neuem Hantelform angenommen haben (Fig. 24, Textfigur C). Dabei sind die beiden Kern-

hälften jede für sich wieder löffelartig ausgehöhlt, in der Höhlung liegt die Sphäre oder neue Plasmaspindel.

Ob in den spätern Stadien noch Wechselbeziehungen zwischen Protoplasma und Kern stattfinden, ist schwer zu entscheiden. Innerhalb des Kerns zeigt sich morphologisch kein Anzeichen davon (Fig. 20—22). Die Vertiefung, in welche die Sphäre hineinpasst, ist kein unbedingtes Anzeichen für derartiges, denn solche Formen finden sich z. B. bei vielen Infusorien, ich weise nur auf die Textfigur L (S. 30) hin, welche einen Theilungszustand von *Nyctitherus ovalis* darstellt.

Die Anordnung des achromatischen Gerüsts bleibt eine gleichmässige durch den ganzen Kern hindurch. Fig. 18 stellt einen etwas schief geführten Querschnitt durch einen der Kerne in Fig. C dar. Es zeigt uns dieses Bild, dass die Achromatinstränge in jeder Richtung parallel und gleichmässig angeordnet sind. Fig. 18 wie auch 19 illustriren ferner in charakteristischer Weise die Anordnung, Form und Grössenverhältnisse der Chromatinpartikel.

An Fig. 18 interessirt ausserdem die Beschaffenheit der Kernmembran, welche an der Unterseite in langen Zipfeln ausgezogen erscheint; da letztere zum Theil sich im Plasmagerüst verlieren, ist dies eine schöne Illustration dafür, dass die Kernmembran nur eine Verdichtung des letztern ist.

Im Protoplasma der *Noctiluca*, welches den Kern und die eigentliche Sphäre umgiebt, sehen wir während der Theilung einige merkwürdige Anordnungen auftreten. Wir sehen einmal ausser den von der Sphäre ausgehenden radiären Strängen im Plasma längs gestreckte Züge in Form einer Mantelspindel den Kern umgeben. Diese Züge erscheinen oft stärker ausgebildet als die radiären. Ausserdem ist im Bereich dieser „Mantelspindel“ der Kern in seiner äquatorialen Region von einem Ring zusammengedrängter Granula und Fetttropfen umgeben. Die Fetttropfen sind Reservefett, welches sonst in der Zelle unregelmässig zerstreut, hier zu einem dichten, ringförmigen Haufen vereinigt ist.

Die Erklärung dieser letztern Erscheinung ist nicht schwer. Wir sahen uns vorher zu der Annahme genöthigt, dass von der Sphäre aus die Einschlüsse des Protoplasmas centrifugal verdrängt werden. Indem, von den beiden Polen kommend, die Wirkungen der Plasmacontraction im Aequator zusammentreffen, vereinigen sich gerade hier die auffallendsten und grössten der verdrängten Partikel. Diese Verhältnisse werden illustriert durch die Figg. 16, 17, 20, 22, 33 und die nebenstehende schematische Textfigur D.

Bei den sich theilenden Individuen findet ein Abschluss der Theilung statt, indem der Kern durch Concentrirung seiner Substanz, Neubildung der Nucleolen, soweit sie nicht erhalten waren, die Sphäre durch Verlust ihrer scharfen Abgrenzung und der Centrirung den Ruhezustand wieder annimmt.

Anders ist es bei den knospenden Individuen; da beginnt stets eine neue Theilung, ohne dass der Kern in den Ruhezustand zurückkehrt. Auf den Figuren E—K ist eine Anzahl von Knospungsstadien dargestellt, welche uns einige Besonderheiten gegenüber der ersten Theilung veranschaulichen. Während die Plasmaspindel häufig als ein scharf abgegrenzter Körper erscheint (Fig. F. u. J, auch Fig. 24 u. 25), zeigt sie ebenso häufig bei ihrem ersten Wachstum die engsten Beziehungen zum übrigen Protoplasma (Fig. E u. K). Die neu entstehenden Sphären erhalten erst allmählich eine deutliche Abgrenzung, das Plasma ist nicht ausgesprochen auf sie centirt.



Fig. D.

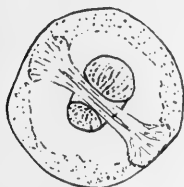


Fig. E.



Fig. F.



Fig. G.



Fig. H.

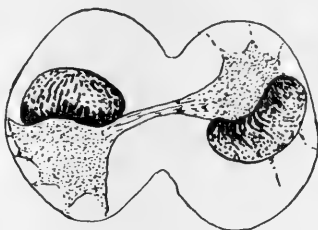


Fig. J.

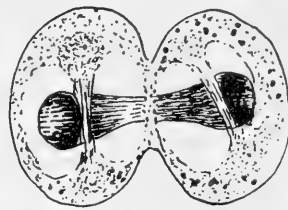


Fig. K.

Oft sieht man in den Knospen die beiden Spindeln, Plasmaspindel und Kernspindel, in ungefähr gleicher Entwicklung neben einander liegen, so dass man thatsächlich versucht wird, von einem zweiten achromatischen Kern, einem Nebenkörper oder dergleichen zu sprechen, wenn man nicht die Entstehung des Gebildes kennt (Fig. F).

Der gewöhnliche Fall ist, dass die Plasmatheilung vor der Kerntheilung abgeschlossen ist (Fig. G, H, K u. 24). Die Tochttersphären bilden nicht selten bereits neue Tochtterspindeln, während die Hälften des ursprünglichen Kerns noch zusammenhängen (Fig. K u. 24). Dadurch kommen so merkwürdige Bildungen zu Stande, wie sie diese Figuren zur Anschauung bringen, wo eine lange Kernspindel an beiden Enden löffel- oder hakenförmig eingebogen ist. Die Kernrinne, in welcher der Verbindungsfaden fast getrennter Tochttersphären verläuft, zeigt sich nach dem Durchreissen dieses Fadens oft vollkommen durchbrochen, so dass das Vorhandensein zweier, diesmal chromatinhaltiger, Spindeln vorgetäuscht wird (Fig. G).

Es kommt in seltenen Fällen auch vor, dass die Kernspindel zuerst durchreisst: dann entstehen Bilder wie Fig. J. Die Plasmaspindel folgt in der Theilung sehr bald nach, und diese Variationen, welche, je weiter die Auftheilung der Knospenscheibe fortschreitet, um so häufiger werden, haben keinerlei Einfluss auf den definitiven Abschluss des Knospungsprocesses.

Nicht selten entsteht eine Restbildung beim definitiven Durchreissen der Kernspindel; dabei bleibt in der Mitte ein etwa spindelförmiges Gebilde übrig (Fig. C). ISHIKAWA, welcher dasselbe ebenfalls beobachtet hatte, stand so sehr unter dem Einfluss vorgefasster Meinungen, dass er die Bildung nur bei sich theilenden, niemals bei knospenden Individuen gesehen haben will (99). Dies sollte ein Analogon zu Beobachtungen HERTWIG's (95) an den Nebenkernen von *Paramaecium* bilden, wo diese Erscheinung nur dann auftreten sollte, wenn das Theilproduct bestimmt ist, sogleich sich wieder zur Theilung anzuschicken. Nun hat aber seitdem HERTWIG selbst bei Infusorien auch im andern Falle dies Mittelstück beobachtet, was ich nach meiner eignen Erfahrung bestätigen kann. Und ebenso kommt auch bei *Noctiluca* dasselbe bei sich theilenden und knospenden Individuen vor und scheint von den natürlichen Bedingungen der Kerntheilung in seinem Auftreten abhängig.

Ebenso verhält es sich mit einer andern merkwürdigen Erscheinung, welche ich in manchen Präparaten constatiren konnte. Es fanden sich nämlich manchmal zwischen den beiden Tochterkernen einer Theilung in der Mitte, zu den Seiten der Gegend, wo man eine solche spindelförmige Anschwellung hätte vermuthen sollen, Gebilde im Zellplasma, welche wie Sphären aussahen, eine deutliche Structur aufwiesen und gänzlich achromatisch waren. Sie waren offenbar ebenfalls wie die Sphären Plasmaverdichtungen und wohl zufällige Bildungen,

sei es nun, dass sie pathologischer Natur oder durch die Conservirung veranlasst waren. Auf ihre vermuthliche Entstehungsursache ist weiter unten hingewiesen.

Ehe ich fortfahre, möchte ich noch in Kürze meine Kritik der Befunde von ISHIKAWA und CALKINS im Einzelnen begründen. ISHIKAWA hat viele feine Details richtig, sogar für die frühere Technik überraschend richtig beobachtet. So hat er — was allerdings schon aus der Darstellung von ROBIN zu entnehmen war — schon in seiner ersten Arbeit (94a) die polare Differenzirung beim Beginn der Kerntheilung beschrieben. Er spricht öfters davon, dass seine Chromosomen (richtig Nucleolen) dicht an der Kernmembran liegen; das hätte ihn leicht zu der Frage führen können, woher denn die gefärbte Substanz kommt, welche darunter liegt. Ueberhaupt, seine Angaben über die Chromosomen leiden unter den gezwungenen Deutungen: z. B. wenn er Spaltung der Chromosomen in den Endstadien der Theilung, während die Spindel hantelförmig wird, gesehen haben will. In derselben Arbeit hat er auch die Kernmembran in den mittlern Stadien der Theilung als intact beschrieben und abgebildet.

Wie bei seinen Chromosomen, erregt auch bei seinen Centrosomen die Technik, welche er bei der Präparation anwandte, Bedenken; die Reihenfolge der Reagentien: Essigsäure-Methylgrün, Glycerin, Methylenblau, Säurefuchsin, dann der übliche Weg in Canadabalsam, ist nicht unbedenklich. Auf die Präparation und die Untersuchung am ganzen Object lassen sich viele Irrthümer der ersten Arbeit zurückführen. Ich betone, dass seine Centrosomen mit Methylenblau gefärbt waren! Vor allen Dingen merkwürdig ist die schon in dem Capitel über Copulation erwähnte Auffassung ISHIKAWA's der sich theilenden Kerne als Doppelkerne. Wenn man an nicht sehr gut conservirtem Material und dazu an Totalpräparaten untersucht, so haben manche Kerne ein sehr täuschendes Ansehen. CALKINS hat jedoch die richtigen Formverhältnisse sogleich erkannt. Es ist auffällig, dass ISHIKAWA in diesen Irrthum verfiel, da er doch beim Anblick vom Pol aus die frühen Stadien richtig mit der Einbuchtung darstellt, vergl. seine Figg. 12—14 oben. Seine Fig. 10 beweist auch, dass die thatsächliche Anordnung des Chromatins im Kern an seinen Präparaten ganz gut sichtbar war. Er hat auch ganz richtig den Zusammenhang zwischen Sphären und Zellplasma erkannt. Es steht ihm fest, dass die „Archoplasmaspindeln“ aus dem Zellplasma entstehen. Er betont, dass die Verbindungsfäden zwischen den Chromosomen sicher Kern-Linin seien. Dann auch, dass die Theilung der Centrosomen nicht immer senkrecht auf der vorher-

gehenden Theilung verläuft, was, auf die Sphären übertragen, volle Geltung hat. Alles das sind ganz richtige Vorstellungen.

Noch mehr fällt einem die Richtigkeit vieler Beobachtungen und Deutungen in seiner zweiten Arbeit (ISHIKAWA, 94b) auf. Zwei Bemerkungen des Verfassers möchte ich zur Erklärung mancher seiner unrichtigen Resultate heranziehen: einmal spricht er davon, dass die Luft im südlichen Japan so feucht ist, dass die ZEISS'schen Apochromate stark angegriffen werden; ob nicht diese Luftfeuchtigkeit auch im Stande ist, das Meerwasser in Culturegefässen so zu verdünnen, dass pathologische Entwicklungen möglich sind? Auffallend ist, dass gerade er so viele unregelmässige Bildungen beobachtet hat, z. B. Unregelmässigkeiten in der Zahl der Knospen oder multipolare Spindeln, wie in seiner letzten Publication. Eine zweite Bemerkung, dass ihm manchmal die Chromosomen zu gross erscheinen, was er auf die Wirkung der Essigsäure zurückführt, weist auf eine weitere Fehlerquelle hin.

In der zweiten Arbeit geht er auch noch genauer auf die Chromosomen ein; obwohl er ein Zahlengesetz für dieselben der Theorie gemäss aufstellt, kann er es selbst an seinen Präparaten nicht durchführen. Die Anzahl der Chromosomen wechselt zu sehr. Dabei zeichnet er auch immer zwischen seine Chromosomen noch gefärbte Substanz ein! Das von mir geschilderte Knäuelstadium (Fig. 13) oder die Figg. 14, 15 u. s. w. lassen natürlich auch eine willkürliche Zusammenfassung zu zweireihigen „Chromosomen“ zu; da sie sich aber nicht als Individuen verhalten, fällt die Definition in sich selbst zusammen. Bezeichnend für die suggestive Kraft der Theorie ist, dass ISHIKAWA in den Chromosomen gewöhnlicher Theilungen 2, in denen der Knospung aber 4 Reihen von Mikrosomen zu sehen glaubt.

In der Auffassung der Sphäre bleibt er dabei, dass das „Archo-plasma“ beim Kern erst zu finden sei, wenn er sich zur Theilung anschickt. Die Kernmembran sei intact und die Grösse des „Archo-plasmas“ der Art, dass sie die Abstammung aus dem Kern sehr unwahrscheinlich macht.

Seine Centrosomen erscheinen aber auch in dieser neuen Arbeit nicht glaubhafter. Sie liegen häufig nicht in der Gegend, nach welcher die Sphäre centrirt ist. Auffallend ist seine fig. 45, wo er schon eine Längsstreckung der Spindel einzeichnet, während in einiger Entfernung das Centrosoma ganz unbetheiligt liegt — also ein inactives, nichts Specifisches bedeutendes Granulum ist.

In den Theilungsbildern hat ISHIKAWA Grundsubstanz und feine Chromatinkörner meist gar nicht eingezeichnet. Er hat sie offenbar

wegen seiner mangelhaften Färbungen übersehen. Doch beweist seine fig. 37, dass auch in seinen Präparaten von den Querverbindungen im Achromatin etwas zu sehen war. Auch erwähnt er, wie schon in seiner ersten Arbeit, die „Lininverbindungen“ der Chromosomen.

Auch in seiner dritten Arbeit (ISHIKAWA, 99) bringt er keine bedeutsamen Fortschritte in der Erkenntniss des thatsächlichen Geschehens, wohl aber sehr interessante theoretische Erörterungen, auf welche weiter unten eingegangen werden soll.

Zwar findet er jetzt im mittlern Spindelstadium eine Durchbrechung der Kernmembran, wovon ich, wie erwähnt, nichts sehen konnte und was ich auch für nicht bewiesen halte. Man betrachte nur den untern Theil von ISHIKAWA's eigener Abbildung (fig. 5 in ISHIKAWA, 99). Trotzdem hält er — mit Recht — an dem doppelten Ursprung der Plasmaspindel fest, indem er sie theils aus Cytoplasma, theils aus Nucleoplasma entstehen lässt. Letzteres stimmt allerdings nach meinem Dafürhalten nicht ganz, indem es sich nicht um Plasma handelt, welches, aus dem Kern austretend, die Anregung zur Sphärenbildung giebt.

Nach seiner neuen Darstellung der Spindel macht ihm nun das Verständniss der „Nucleoplasma“-Anhäufung am Spindelpol Schwierigkeit; denn wenn diese einer Polplatte entspricht, was wird dann aus all den Homologien zwischen Zellplatte und Centrosomen u. s. w. All das fällt weg, wenn wir annehmen, dass es sich um Zustände der Zelle handelt, nicht um Organe derselben; und das ist sicherlich die ungezwungenere Auffassung.

Ebenso wenig hat er auch in dieser neuen Studie seinen Centrosomen mehr Glaubwürdigkeit gegeben. Denn dass sie sich mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin färben, diese Eigenschaft theilen sie mit vielen andern Zellgranulationen. Auch in seinen neuen Abbildungen zeigt sich weder Constanz noch verständliche Lage der betreffenden Bildungen. Da die Spindelfasern gar keine Beziehungen zu den Centrosomen zeigen, so spricht er auch nur von einer „archoplasmic spindle“, im Gegensatz zu den echten Spindeln der Metazoenzellen. Was sonst noch von ISHIKAWA's Darstellung meinen Widerspruch herausfordert und diejenigen seiner theoretischen Ansichten, denen ich mich anschliesse, sollen an ihrem Orte weiter unten erörtert werden.

Die Arbeit von CALKINS (98 oder 99) ist dadurch ausgezeichnet, dass sie zahlreiche der Irrthümer ISHIKAWA's verbessert; aber von dessen Hauptirrthümern thut der Autor nach meiner Ansicht nur den

halben Weg zum Richtigen; ausserdem verfällt er auch in einige neue Fehler. Ich habe verschiedene schon erwähnt: dass er eine Sphäre im ruhenden Kern findet, dass er kein achromatisches Gerüst im Kern sieht. Bei den Chromosomen und Centrosomen jedoch hat er eine Richtigstellung der Auffassung ISHIKAWA's angebahnt. In den gewöhnlichen Sphären findet CALKINS keine Centrosomen und deutet die Befunde ISHIKAWA's ganz richtig als Zellgranulationen, deren zufällige Lage sie gelegentlich mit Centrosomen verwechseln lässt. Dagegen findet er in den Prophasen der Theilung ein Centrosoma, glaubt auch im ruhenden Kern ein solches zu erkennen. Aber auch seine Centrosomen befinden sich nicht immer im Centrum des activen Protoplasmas, und CALKINS scheint seiner Deutung selbst nicht sicher gewesen zu sein. Was sollte auch ein Zellorgan, welches in den Stadien, wo es seiner Definition nach thätig sein sollte, verschwindet? Die richtige Auffassung auch der CALKINS'schen Centrosomen ist nach meiner Ansicht, sie für Zellgranula zu halten, welche bei der Bildung der Sphäre in dieselbe hineingerissen würden: wenn überhaupt etwas grössere Granula bei der oben erörterten Contractionsbewegung des Protoplasmas in dem fein structurirten Centrum der Sphäre sich durch irgend welche Ursachen erhalten können, so sind sie natürlich besonders auffallend und erwecken den Eindruck von Bildungen, die wir in andern Zellen Centrosomen nennen.

Was das Chromatin anlangt, so glaube ich oben gezeigt zu haben, dass CALKINS zunächst die Structur des Kerns nicht richtig darstellte und dass dies die Quelle seiner falschen Auffassung der Chromosomen war. Von den 4 Reihen in den Chromosomen nach ISHIKAWA hat er allerdings nur noch 2 zurückbehalten, aber so natürlich auch seine figg. 17—19 wirken, so sehr ist die Chromosomen-Darstellung in fig. 38 schematisirt. Man vergleiche meine Textfiguren L und U, welche Kerntheilungen bei einigen Infusorien darstellen. Dort könnte man gerade so gut von lang gestreckten Chromosomen sprechen. Denn in den mittlern Phasen der Theilung erstrecken sich die Reihen von Chromatinkörnern ebenso continuirlich durch den Kern wie bei jenen Infusorien. CALKINS beschreibt eine sehr merkwürdige Form der Chromosomenspaltung und -vertheilung auf die Tochterkerne, welche einzig in ihrer Art sein würde. Aber sie beruht nach meiner Ansicht auf Täuschung, bedingt durch die mannigfachen Formen und Faltungen des Kerns; diese liefert auf Schnitten oft die seltsamsten Bildungen. Man ist da der Gefahr von Täuschungen sehr ausgesetzt. Um mich vor Täuschungen zu bewahren, habe ich öfters schwierig

zu deutende Stadien an demselben Object in Glycerin und in Nelkenöl, mit Boraxkarmin und mit Eisenhämatoxylin, in toto und auf Schnitten untersucht. — Fig. 18 ist zu gleicher Zeit ein Beweis für diese Schwierigkeiten und für die Richtigkeit meiner Deutung der Chromatineinheiten. Sie stellt nicht etwa, wie man meinen sollte, ein Anfangsstadium der Theilung dar, sondern einen etwas schief geführten Querschnitt durch einen Theil des getheilten Kerns in Textfigur C. Einmal erklärt dies manche der CALKINS'schen Bilder, welche nicht so zu deuten sind, wie der Autor es gethan hat. Dann aber beweist der Vergleich der Textfigur mit der Tafelfigur, dass die Chromatingebilde in verschiedenen Richtungen des Raums gleichmässig vertheilt sind und dabei nur von der Anordnung des achromatischen Gerüstes abhängen. Daher ist es ganz willkürlich, sie in Reihen zu Chromosomen zusammenzufassen.

Einige Worte möchte ich den beiden Chromatinarten widmen, obwohl ich dies für ein Gebiet halte, welches uns erst in Zukunft wichtige Aufschlüsse geben wird. Ich habe oben schon dargelegt, warum mir der Unterschied zwischen Oxychromatin und Basichromatin nicht gerechtfertigt erscheint. Ueber chemische Verschiedenheiten können wir noch nichts aussagen. Aber jeden Falls finden wir nach meinen oben dargelegten Befunden, wie auch nach CALKINS' Abbildungen in den *Noctiluca*-Kernen zwei Formen von Chromatin. Die eine davon ist jeder Zeit in grössern Körnern, wie ein Reservematerial, gesammelt, die andere fein durch den Kern zerstreut; wenn Chromatin in den normalen Processen aus dem Kern austritt, so muss es der letztern Form angehören. Das Chromatin der erstern Art ist mit demjenigen zu identificiren, welches insbesondere seit den Untersuchungen der Gebrüder HERTWIG stets als das Idioplasma, die Vererbungssubstanz, angesprochen wurde.

Von der zweiten Form liegt es nahe, anzunehmen, dass es sich um fein vertheilte Derivate der erstern handelt, wenn wir überhaupt, auf das Kriterium der Färbbarkeit hin, beide als chemisch identische Substanzen betrachten wollen. Es würde daraus resultiren, dass das Chromatin im Kern von *Noctiluca* zwei Functionen zu erfüllen hätte: einmal in einer gewissen Quantität als Vererbungssubstanz vorrätig zu bleiben, während eine andere Quantität im Stoffwechsel des Kerns und in seinem Wechselverhältniss zum Zellplasma eine Rolle zu spielen hätte. Ich habe diese Rolle (DOFLEIN, 99b) mit der Gestammtfunction des Hauptkerns bei Infusorien verglichen, während das Reservechromatin dem Nebenkern entsprechen würde. Dieser Vergleich liesse sich

noch viel weiter ausdehnen, wenn man z. B. die Keimflecke der Eier in Betracht zöge u. s. w.

Auch die Chromatinnetze, welche R. HERTWIG (99) bei *Arcella* und andern Monothalamien im Plasma nachgewiesen hat, sowie die merkwürdigen Kernaufösungen bei jungen, aber überfütterten Actinosphären deuten auf die Wichtigkeit des Chromatins für den Stoffwechsel hin. Bei den Infusorien hat der Macronucleus offenbar für die Vererbung so gut wie keine Bedeutung, und doch enthält er so reichlich Chromatin. Bei Vitalfärbungen mit Neutralroth können wir aber erkennen, wie PZESMYCKI nachwies und ich bestätigen kann, dass die Hauptkerne, welche sich in der Regel so leicht färben, oft bei Individuen derselben Art, in derselben Cultur sich gar nicht färben, was offenbar von dem Stoffwechselzustand abhängt.

Die Arbeiten einiger Physiologen weisen uns neuerdings darauf hin, im Kern ein Centralorgan der Zellathmung zu erblicken; man hat auch bereits im Chromatin den Vermittler dieser Thätigkeit zu sehen geglaubt.

BOVERI (96) hat nachgewiesen, dass ein gewisses Minus von Chromatin über die Norm, ZUR STRASSEN (98), dass ein Plus dieser Substanz die Gestaltung des Products einer Befruchtung nicht beeinflusst. Ich habe auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1900 dargelegt, dass die Annahme eines geformten Idioplasmas keine unbedingte Nothwendigkeit ist, was DRIESCH schon kurz vorher, wie mir nachträglich bekannt wurde, von andern Thatsachen ausgehend behauptet hatte. Meine Beobachtungen liessen sich als ein weiteres Glied der Beweisführung, welche dem Chromatin einen Theil seiner Function nimmt, verwerthen, indem sie besagen, dass im Kern von *Noctiluca* eine wie das Chromatin sich färbende Substanz vorkommt, welche für die Vererbung keine grosse Bedeutung besitzen kann.

In diesen Dingen können aber nur exacte und umfassende Experimente Klarheit schaffen, und diese werden ebenso schwierig anzustellen als zu deuten sein.

Es ist üblich geworden, gerade in Studien über die Kerntheilung von Protozoen Betrachtungen über die Phylogenese der indirecten Kerntheilung, der Karyokinese, einzuflechten. In einer frühern Arbeit (DOFLEIN, 97) bin ich ebenfalls derartigen Speculationen nachgegangen, wenn auch meine eigenen am Spermakern des befruchteten und R. HERTWIG's (96) am Eikern des unbefruchteten Seeigeleies gemachten Erfahrungen sehr zur Vorsicht mahnten. Denn wir hatten gesehen, dass dieselbe Substanz, das Chromatin des Kerns, unter experimentell-pathologischen Verhältnissen bei demselben Organismus

Formen annehmen kann, wie sie sonst nur bei einander sehr fernen Thieren gefunden werden. Seitdem sind mir noch mehr Bedenken gekommen. Der Organismus einer Zelle erscheint nach den neuesten Forschungen viel zu labil und so ausgesprochen pluripotent, dass wir kaum von einer Zelleigenschaft sagen können, sie müsse das Resultat einer bestimmten durchlaufenen Reihe von Ahnenzuständen sein. Schon der Umstand, dass bei einem Organismus normaler Weise verschiedene Formen der Kerntheilung vorkommen können, und zwar in derselben Zelle, spricht gegen eine Phylogenie der Karyokinese, welche vom Einfachen bis zum Complicirtern aufwärts verlief. Ich habe dies in meiner frühern Arbeit dadurch zum Ausdruck gebracht, dass ich die Möglichkeit einer verschiedenartigen Entstehung des Centrosomas betonte. Ich habe aber damals nicht hinreichend deutlich erkannt, dass ein Stammbaum der Kerntheilung eigentlich ein Unding ist.

Somit ist es klar, dass ich mich mit ISHIKAWA's Ansicht nicht befreunden kann, dass die Kerntheilung von *Noctiluca* den Cystoflagellaten eine vermittelnde Stellung zwischen Protozoen und Metazoen anweise, ganz abgesehen davon, dass ich die Punkte, auf welche sich diese seine Annahme stützt, Chromosomen und Centrosomen, bestreite.

Ebenso wenig kann ich dem zustimmen, was CALKINS über die Beziehung der Mitosis von *Noctiluca* und den Metazoen anführt. Was er ferner von der Uebereinstimmung des Kerns mit demjenigen anderer Protozoen sagt, ist zum Theil gar nicht discutabel, weil CALKINS sich zum Vergleich auf Arbeiten stützt, welche in früherer Zeit mit ungenügender Technik gemacht waren; dies gilt vor allem für seine Behauptung, es sei kein achromatisches Kernnetz vorhanden. Diese unrichtigen Voraussetzungen über den Bau der Kerne machen seine theoretischen Erwägungen hinfällig.

Ein Vergleich meiner Befunde mit denjenigen, welche an andern Protozoenkernen gemacht worden sind, lässt uns die Kerntheilung von *Ceratium hirundinella* nach LAUTERBORN, sowie die Hauptkerntheilung von Infusorien am ähnlichsten erscheinen. Hier wie dort sehen wir ohne Bildung einer Aequatorialplatte Chromatinkörner sich in Reihen auf einem achromatischen Netz anordnen und ohne sichtbare Andeutung einer besondern Genauigkeit auf beide Tochterkerne vertheilt werden; nucleolusartige Körper spielen bei dem Process eine gewisse Rolle. Dabei geht die Theilung des Plasmas unter complicirten Erscheinungen

vor sich, eine Erwerbung sui generis der *Noctiluca*, welche mit den speciellen Zellstructuren dieses Organismus zusammenhängt.

III. Die Knospenbildung bei *Noctiluca*.

ISHIKAWA hat zuerst die Behauptung aufgestellt, dass die Plasmaspindel den Kern der *Noctiluca* theile. Dies ist aber in keiner Weise bewiesen. Ich habe oben gezeigt, dass die Einbuchtung des Kerns im Anfang der Theilung sich natürlicher aus dessen Substanzverlust erklärt; die Sphäre entsteht überhaupt in dieser Bucht und erzeugt sie nicht etwa durch ihren Druck. Auch im weiteren Verlauf der Theilung ist die Form des Kerns und seiner Spindel ebenso sehr durch activen Druck von aussen als durch Bewegungsvorgänge innerhalb seiner Membran bedingt. Dass keine Sphäre nothwendig ist, um derartige Kernbilder hervorzubringen, lehrt z. B. das allerdings sehr vernachlässigte Studium der Hauptkerntheilung bei Infusorien. In Fig. L, welche ein Theilungsstadium von *Nyctitherus ovalis* darstellt,

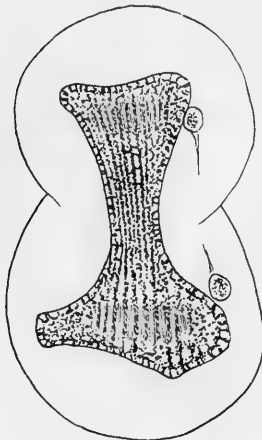


Fig. L.

sieht man den Hauptkern eine ganz ähnliche Form annehmen wie den *Noctiluca*-Kern. Ebenso verhält es sich bei *Urocentrum turbo* und andern Arten. Die Ursachen allerdings, welche die jeweilige Kernform bedingen, entziehen sich vorläufig noch vollkommen einer weitergehenden Analyse. Bis zu welchem Grade die äussern Umrisse des Thiers, die relative Festigkeit zwischen Kern- und Aussenwand gelagerter Plasmastrecken und Organula und andere Dinge von Einfluss auf die Form sein können, ist uns noch unbekannt. Ich erwähne dies aus dem Grunde, weil man hier sich sonst versucht fühlen könnte, ein Localisationsproblem im Sinne von DRIESCH (99) zu postuliren: das wäre aber ein verfrühtes Unternehmen, was auch bei der Reparation von *Tubularia* nach meiner Ansicht zutrifft.

So können wir denn zu einem Verständniss der einmal eingeleiteten Theilungen sowohl des Kerns als des Plasmas gelangen, auch wenn wir sie vollkommen unabhängig von einander betrachten. Dies ist natürlich cum grano salis zu nehmen, und zwar in dem Sinne, dass beide physikalisch in so fern geschlossene Systeme darstellen, als keines zur Vollendung der eingeleiteten Bewegung von dem andern

Kräfte zu entlehnen braucht, so weit sich dies aus dem morphologischen Verhalten erschliessen lässt.

Sind also Kern- und Sphärentheilung bis zu einem gewissen Grade von einander unabhängig, so steht dagegen die Theilung des Plasmas gänzlich unter dem Einfluss von derjenigen der Sphären. In unserer Feststellung, dass die Sphären nur eine Concentration des Plasmas darstellen, liegt dies ja schon implicite mit inbegriffen.

Schon wenn in den copulirenden Exemplaren die Sphären sich erst bilden, veranlassen sie einen über die übrige Oberfläche der *Noctiluca* vorragenden Hügel oder Höcker. Die überwiegende Menge des Plasmas wird nach einem Punkt concentrirt und ist damit leichter beweglich, kann, teleologisch gesprochen, leichter gehandhabt, dirigirt und vertheilt werden. Denn darauf zielt ja der ganze Vorgang ab: Kern und Plasma zu gleichmässigen Theilen auf eine grosse Anzahl von Sprösslingen zu vertheilen. Die Knospung der *Noctiluca* ist im Princip natürlich nur als eine Reihe von rasch auf einander folgenden Theilungen zu betrachten, nur mit der Besonderheit, dass die entsprechenden Sprösslinge bis zum Ausschwärmen durch ein gemeinsames Stroma verbunden bleiben. Die aus einer Theilung entstandenen Knospengebilde rücken aus einander und verhalten sich bei den weitem Theilungen als vollständig getrennte Individuen, obwohl sie noch mit ihrem Plasmawerk zusammenhängen. Man kann also nicht sagen, der Körper der *Noctiluca* „treibt“ Knospen, wie dies z. B. *Podophrya* oder *Spirochona* thun. Es wird ja auch bei einem solchen Vermehrungsvorgang alles vom *Noctiluca*-Körper bis auf einen nicht mehr lebensfähigen Rest aufgebraucht.

Die Figg. 31—34 und Fig. M zeigen uns die Anfangsstadien dieser Auftheilung des Plasmas. Dass dabei stets der zu einem Kern gehörige Theil sich so scharf von dem Plasmnetz der Körperwand abhebt, welch letzteres ja auch nach vollendeter Vermehrung zu Grunde geht, ist nur ein weiteres Zeichen dafür, dass dasselbe nicht gewöhnliches Plasma, sondern eine Modification desselben darstellt.

Der durch die Wirkung der Sphäre hervorgebrachte Hügel ist bei den ersten Theilungen noch von der Form eines sehr flachen Kegels. Das Plasma, welches ihn bildet, ist in Strängen angeordnet; von oben gesehen, bietet eine solche Knospenanlage das Bild einer „Polstrahlung“ (vergl. Fig. 12) dar.

So sehen wir in den frühen Stadien der Auftheilung die Plasmamassen wie Amöben aus einander kriechen (Fig. M). Allmählich aber heben sie sich immer mehr über die Oberfläche der Keimscheibe

empor (Fig. N), bis schliesslich gänzlich abgehobene Gebilde entstehen, welche sich nunmehr ohne jede weitere Beziehung zur Keimscheibe weiter theilen.

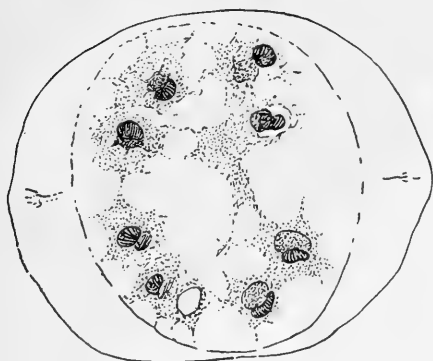


Fig. M.

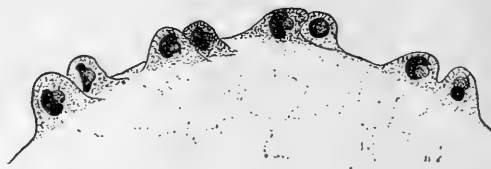


Fig. N.

In den frühern Stadien konnte man noch eine gewisse zeitliche Abhängigkeit der einzelnen Theilungen von einander erkennen. Wenigstens konnte ich dies an meinem, im freien Wasser gefischten Material

durchweg feststellen. ISHIKAWA hat zwar Unregelmässigkeiten schon in frühen Stadien gesehen. Ich habe in dieser Beziehung die nämlichen Bedenken, welche ich bereits oben geäussert habe, dass es sich um schon längere Zeit beobachtete Individuen gehandelt haben mag, die in Folge von Veränderungen des Seewassers nicht mehr ganz normal waren.

Ebenso finde ich, dass die Richtung der Theilungsaxe der ersten Theilungen von derjenigen der jeweils vorhergehenden Theilung bis zu einem gewissen Grade abhängig ist; fast immer sind diese nämlich senkrecht auf einander. ISHIKAWA bestreitet dies zwar, hat aber dabei offenbar die spätern Stadien im Auge, und für diese stimmt seine Behauptung auch vollkommen.

Je mehr sich die einzelnen Sprösslinge von dem gemeinsamen Boden isoliren, desto unabhängiger werden sie auch in dieser Beziehung von einander. Es hat von einem gewissen Stadium an jeder noch in fortgesetzter Theilung begriffene Sprössling, vollkommen die Bedeutung einer Zelle für sich; und die aus ihm hervorgehenden Gebilde erhalten die gleiche Unabhängigkeit



Fig. O.



Fig. P.

von dem Moment an, wo sie getrennt sind. Stadien dieser Art sind in den Figg. O und P von der Seite dargestellt.

In den frühen Stadien erfolgen auch die Theilungen von Kern

und Plasma simultan, wie ein Blick auf die Figg. 31—34 lehrt. Aber schon im 8 zu 16 Stadium macht sich eine kleine Verschiebung bemerkbar; in Fig. M sehen wir einige der Sphären bereits Spindeln bilden, während an den andern noch nichts derartiges zu erkennen ist.

Viel weiter gegangen sehen wir diese Verschiebung an der Keimscheibe der Fig. Q; dort sind auch die einzelnen Knospen hoch über das Niveau der Scheibe erhoben.

Die Thatsache, dass, je mehr sich die Plasmapartien isoliren, um so mehr die Kerne in ihrem Theilungsrhythmus von einander unabhängig werden, lässt uns verstehen, dass die gleichzeitige Kerntheilung von der Lage im gleichen Plasma abhing. Wir erkennen aber daraus noch lange nicht die Ursache selbst, welche zu gleicher Zeit sämtlichen Kernen den Antrieb zur Theilung giebt. Dass es das gleiche Alter der Kerne nicht sein kann oder die gleiche Dauer und gleichen Vorgänge, welche sie von der nächst vorhergehenden Theilung trennen, zeigt der Umstand, dass dies für die spätern Theilungen nicht mehr gilt.

Dass es thatsächlich Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma sein müssen, lehren ja die Beobachtungen an andern Organismen. Besonders sind es vielkernige Protozoen, welche uns solche Erscheinungen zeigen. Aber auch bei der Furchung von Metazoeneiern können wir analoge Vorgänge beobachten, wobei die interessante Parallele zu Tage tritt, dass in den Fällen, wo die Furchungszellen sich früh vollständig von einander trennen, bald eine vollkommene Unregelmässigkeit Platz greift; im andern Fall, besonders häufig bei Eiern mit superficieller oder discoidaler Furchung, sehen wir eine höchst auffällige Gleichzeitigkeit der Mitosen.

Für die parallele Entwicklung bei vielkernigen Protozoen brauche ich nur auf *Trichosphaerium sieboldi*, *Amoeba binucleata*, *Opalina ranarum* und die Nebenkerne von Infusorien mit vielen Nebenkernen hinzuweisen. Für Metazoeneier möchte ich die Merocytenkerne in Selachiereiern nach RÜCKERT (96) und die Kerne der Cephalopodenkeimscheibe erwähnen; in letzterm Fall kommt noch die weitere Merkwürdigkeit hinzu, dass die Gesamtheit der Zellen in zwei Zonen



Fig. Q.

getheilt erscheint, in der Art, dass immer die Kerne der einen im gleichen Stadium der Mitose sich befinden, während diejenigen der andern pausiren.

Sehr interessant waren mir in diesem Zusammenhang die neuesten Erfahrungen RÜCKERT's an Selachierkeimscheiben, auf welche derselbe die Güte hatte mich aufmerksam zu machen. Bei den „physiologisch polyspermen“ Eiern zeigt sich der Eintritt der Spindelbildung der Merocytenkerne abhängig von ihrer Entfernung vom Furchungskern, so dass man nur annehmen kann, dass von diesem ausgeschiedene Stoffe die Theilung veranlassen (RÜCKERT, 99). — Aehnliche Gründe müssen vorhanden sein, wenn der Hauptkern eines Infusors sich im Anschluss an den Nebenkern zu theilen beginnt.

Ein weiteres Material zu dieser Frage bilden die Beobachtungen von ZUR STRASSEN (98) an den Rieseneiern von *Ascaris*. Beide letztern Autoren weisen darauf hin, dass ein gemeinsamer Reiz, ein Zustand im Protoplasma, die betreffenden Kerne beeinflussen müsse, was RÜCKERT dahin präcisirt, dass in dem von ihm dargestellten Fall der Reiz vom Furchungskern ausgehen muss.

Man hat die Ansicht ausgesprochen, dass die Massenverhältnisse von Kern- und Zelleibsubstanzen auf die Theilung des Kerns von Einfluss seien. Auch die Frage ist schon berührt worden, ob nicht das Vorhandensein gewisser Substanzen im Zelleib einen Einfluss auf den Kern üben kann, welcher zu seiner Theilung führt. Meine Erfahrungen, dass thatsächlich Substanzen vom Kern vor seiner Theilung ausgeschieden worden, veranlassen mich, den „Reiz“ für einen chemischen zu halten. Schon der Umstand, dass gewisse Chemikalien experimentell allerdings mehr oder weniger pathologische Theilungen veranlassen können, weist auf diesen Weg. Wenn sich der Versuch von LOEB (99), durch Einführung bestimmter Ionen eine Theilung und Entwicklung des unbefruchteten Eies zu erzielen, bei wiederholter Prüfung als thatsächlich gelungen herausstellen sollte, so würde es für die besprochene Theorie eine wesentliche Stütze sein. Auch die Thatsache, dass bei Infusorien mit mehreren Nebenkernen diese bei der Copulation sämmtlich dieselben Theilungen gleichzeitig durchmachen, sämmtlich alle eine Reduction ihrer Substanz erfahren, obwohl nur ein Theilproduct eines einzigen dieser Kerne zur Copulation bestimmt ist, weist auf Beziehungen des Stoffwechsels, d. h. auf chemische Einflüsse beim Theilungsvorgang hin. Ich habe jüngst in einem Vortrag in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München auch darauf hingewiesen, welche Wichtigkeit derartige

Ueberlegungen für die Lehre von den Geschwülsten haben könnten (DOFLEIN, 1900). — Doch hier ist der Punkt, wo Experimente einzusetzen haben, und so lange diese nicht in grösserer Menge und einwandsfreier Weise gemacht sind, wird man durch theoretische Betrachtungen kaum über ihn hinauskommen.

Wenden wir uns wieder der Knospung von *Noctiluca* zu, so interessirt uns weiter, dass beim Fortschritt der Theilungen, je umschriebener der Sprössling erscheint, desto schärfer begrenzt sich auch seine Sphäre fast wie ein besonderer chromatinloser Kern neben dem Kern ausnimmt; besonders auffallend ist dieses Verhältniss, wenn die Sphäre zur Spindelform umgebildet ist (Fig. 23—25 und O u. P). Aber auch in den ruhenden Knospen der Fig. R ist dieses Verhältniss mehr oder minder deutlich

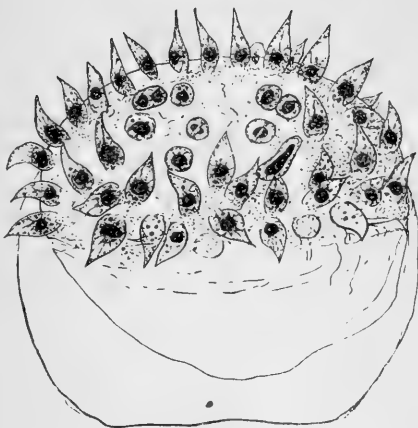


Fig. R.

zu sehen. Diese scharfe Abgrenzung ist nicht schwer zu verstehen: sehen wir doch in den Sphären beinahe die Gesamtheit des Plasmas der Knospe repräsentirt. Die Wandschicht ist bereits in ähnlicher Weise umgewandelt worden wie beim ausgewachsenen Thier; es ist kein Plasma von der gleichen Beweglichkeit wie das innere. In der Knospe sind aber bereits die für die ausgewachsene *Noctiluca* so charakteristischen Flüssigkeitsräume entstanden (s. Fig. R), und so können wir ausser den Sphären und den Strängen, welche sie und den Kern mit dem Wandplasma verbinden, kein Plasma mehr in der Knospe nachweisen.

ZUR STRASSEN (98) hat auf Grund seiner Erfahrungen am *Ascaris*-Ei die Ansicht ausgesprochen, dass für die Formbildung des Organismus vor allen Dingen das Centrosoma von Bedeutung sei. Wenn er darunter die Concentration des Zellplasmas, der eigentlichen Bewegungs- und Bildungssubstanz, nach einem Punkt hin versteht, so deckt sich dies vollkommen mit meinen Anschauungen; denn wir werden im 6. Capitel sehen, dass wir bei dieser Betrachtung den Begriff eines geformten Centrosomas als einen mehr oder weniger strittigen ganz ausser Acht lassen können. Hier bei *Noctiluca*, wo die Sphäre die ganze verfügbare Bildungssubstanz dirigirt, in spätern

Stadien sogar selbst in toto repräsentirt, ist es kein Wunder, dass sie auch das Centrum für alle Formbildung ist. Wie sie die erste Theilungsbewegung begann, so gehen auch von ihrer Substanz die Bildungen aus, welche die Schwärmspore zu selbständiger Existenz befähigen.

Die letzten Theilungen zeigen deutlich den Einfluss der fester gewordenen Wandschicht. Der Unterschied gegenüber den ersten Theilungen ist ein eclatanter. Die schon etwa rübenförmig gewordenen Knospen werden bei der Theilung nunmehr durchgeschnürt, wie etwa eine Ctenophorenzelle; die Wandschicht verhält sich dabei fast wie eine Pellicula. Je weiter auch die Auftheilung vor sich ging, desto weniger weit entfernten sich die Tochterknospen von einander, was ja ohne weiteres aus den erörterten Verhältnissen der Wandschicht und den Beziehungen zum Stroma erklärlich ist. Illustriert wird aber diese Thatsache in der anschaulichsten Weise durch den Anblick einer Keimscheibe mit vollendeter oder nahezu vollendeter Schwärmerbildung.



Fig. 8.

Die Fig. 8 stellt ein Stadium mit 256 Knospen dar, welche eine weitere Theilung auf die für grössere Individuen normale Zahl von 512 Knospen gebracht hätte, wenn ich es nicht vorher abgetödtet hätte. Wir können noch deutlich die Bezirke erkennen, welche die Derivate der 4 ersten Kerne einnehmen, ja wir können weiter gehen und diese Viertel der Keimscheibe noch in Stücke theilen, welche regelmässig je 32, 16, 8, 4 und schliesslich 2

Knospen von einheitlicher Abstammung vereinigen. Dies ist natürlich nicht überall mit gleicher Deutlichkeit zu erkennen, je nachdem sich die Knospen nach verschiedenen Richtungen umgeklappt haben.

Die Knospungsperiode findet je nach der Grösse der Individuen ihren Abschluss mit einer verschieden hohen Zahl von Schwärmern. Die häufigsten Zahlen sind indessen 256 und 512. Da jedoch bekanntlich die Noctiluken leicht Theile ihres Körpers bei Reizung oder Verletzung abwerfen, so kommen auch unregelmässige Zahlen vor.

Die weitere Entwicklung des Schwärmsprösslings bis zum Momente seiner Ablösung, findet ihren Ausdruck eigentlich nur in der

Bildung der Geissel. Meine Beobachtungen ergeben nicht mehr, als was ISHIKAWA in seiner letzten Mittheilung (99) berichtete. Auch ich bin überzeugt, dass die Geissel aus der Sphäre ihren Ursprung nimmt und ebenso die Bandgeissel. Einiges mehr darüber wird im 6. Capitel enthalten sein.

Die Beobachtung PLATE's, dass die Geisseln zu verschiedenen Zeiten der Ausbildung entstehen, kann ich bestätigen: man findet sowohl Keimscheiben mit 256 als mit 512 geisseltragenden Sprösslingen. Auch werden manchmal die Geisseln während der letzten Theilung gebildet, so dass scheinbar 256 Sprösslinge mit je 2 Geisseln existiren, aber immer nur für eine kurze Zeit, bis eben die Theilung vollends abgelaufen ist. Einige andere Beobachtungen des gleichen Autors seien nur in Kürze berührt. Wenn er erwähnt, dass er wiederholt in den spätern Stadien der Knospung directe Kerntheilung beobachtet habe, so findet das in meinen obigen Darlegungen seine Erledigung. Die Karyokinese der *Noctiluca* ist ja in der That nicht sehr verschieden von einer directen Theilung und auf spätern Stadien leicht mit einer solchen zu verwechseln. — PLATE's Behauptung, dass in der Schwärmerplatte nach Ausbildung aller Schwärmsporen noch Kernbrocken übrig seien, beruht auf Verwechslung mit Nahrungskörpern, welche, wie oben erwähnt, nicht immer bei der Copulation und Schwärmerbildung alle ausgestossen werden. — Somit ist seine Aufstellung, das Schicksal der Scheibe nach dem Ausschwärmen der Sprösslinge sei noch fraglich, hinfällig; dieselbe geht vielmehr unzweifelhaft zu Grunde.

IV. Kerntheilung und Knospenbildung bei *Spirochona gemmipara* u. a.

Schon ISHIKAWA hatte in seinen ersten Mittheilungen die Kernspindel von *Noctiluca* mit derjenigen von *Spirochona* verglichen. Und seitdem haben alle, welche über die Kerntheilung von allgemeinen Gesichtspunkten aus schrieben, *Noctiluca* und *Spirochona* neben einander erwähnt.

Thatsächlich bestehen eine Reihe von Uebereinstimmungen, wie ich durch eigene Untersuchungen an *Spirochona*, auch früher schon an der nahe verwandten *Kentrochona* (97) feststellen konnte. Ich will jedoch an dieser Stelle nicht auf die sehr schwierigen Verhältnisse eingehen, welche der eigentlichen Spindelbildung vorausgehen. Vor allen Dingen die vegetativen Kernveränderungen sind vorläufig vollkommen unverständlich; ich kenne keine Zelle, deren Kern während

der eigentlichen Ruheperiode so ausserordentlich verschiedenartige Bilder darböte wie der Hauptkern von *Spirochona*. Vorläufig habe ich noch kein System in diese Erscheinungen bringen und keine Beziehungen zum Ernährungszustand der Zelle oder zu dem seit der letzten Mitose oder Copulation verflossenen Zeitraum herausfinden können; ist es doch ausserordentlich schwer, mit einem derartigen epizoisch lebenden Organismus zu experimentiren.

Somit will ich mich begnügen, diejenigen von mir aufgefundenen Structureigenthümlichkeiten zu erwähnen, welche früher nicht oder nur ungenau bekannt waren und welche zur Durchführung eines Vergleichs wesentlich sind.

Der ruhende Kern von *Spirochona* besteht, wie die frühern Autoren übereinstimmend dargestellt haben, im häufigsten Fall aus zwei Abschnitten, einem chromatischen und einem vorwiegend achromatischen. Den feinern Bau des Kerns hat am genauesten BALBIANI (95) dargestellt, obwohl ihm, der noch nicht mit fortgeschrittenen Techniken arbeitete, vor allem das achromatische Kerngerüst entgangen war, welches dem ganzen Bau des Kerns zu Grunde liegt. Die Bewegungsvorgänge und die Theilung am lebenden Kern hat HERTWIG am genauesten studirt (77). Dieser letztere hatte noch Zweifel, ob der achromatische Theil nicht einer Vacuole entspräche, da er keine feinere Structur in der Substanz desselben erkennen konnte. Die Färbungsergebnisse BALBIANI's waren schon geeignet, diesen Zweifel zu mindern, und nebenstehende Fig. T, welche einen Schnitt durch eine *Spirochona* bei Färbung mit Eisenhämatoxylin darstellt, beweist die Structur dieser Kernhälfte.

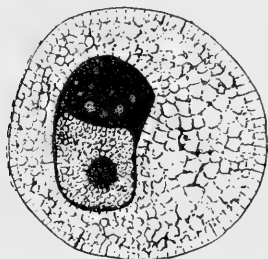


Fig. T.

Aber auch die stark chromatinhaltige Hälfte, welche auf Fig. T fast ganz einheitlich erscheint, besteht aus einem achromatischen Gerüst, auf welchem die Chromatinkörnchen vertheilt sind, so dicht, dass oft nur auf Schnitten eine Structur erkennbar ist. In diesem Abschnitt des Kerns findet man auch in der Regel einen Körper, welcher nicht mit Chromatin, wie BALBIANI meint, sondern in vielen seiner Reactionen mit Platin übereinstimmt, also einen echten Nucleolus. Mit der Berlinerblau-Methode habe ich ihn allerdings nicht färben können.

In dem achromatischen Abschnitt findet man ebenfalls in der Regel einen distincten Körper, welcher aber in seiner Hauptmasse aus

Chromatin besteht. Zahlreiche andere Structuren dieses Theils, welche BALBIANI beschrieben hat, habe auch ich oft gesehen, muss sie aber auf Grund meiner Erfahrungen für Schrumpfungsercheinungen, hervorgerufen durch die Conservirung, erklären; dies gilt besonders von den in fig. 17, 18 und 25 der Abhandlung BALBIANI's abgebildeten Fällen (vergl. auch meine Textfigur X). Eine Erscheinung dagegen, welche BALBIANI in fig. 26 darstellt, kann ich bestätigen, nämlich die Absonderung eines vorwiegend achromatischen Kerntheils, welcher dann wie ein zweiter Kern neben dem typisch gestalteten Hauptkern liegt. Ich kann die Beobachtung dahin erweitern, dass dieser überschüssige Kern ein feinwabiges achromatisches Gerüst besitzt, in welchem Chromatinbrocken verschiedener Grösse suspendirt sind. Doch hat diese Erscheinung mit der Theilung und Knospung in directer Weise gar nichts zu thun; ich muss sie zu den vegetativen Erscheinungen rechnen. Analoga zu derselben habe ich schon bei verschiedenen andern Infusorien gefunden, so besonders bei *Urocentrum turbo*.

Die stürmischen Mischungsvorgänge und Umlagerungen, welche die Mitose einleiten, haben eine Bildung des Kerns zum Resultat, welche ihn als Spindel mit zwei massiven Polkörpern erscheinen lässt. In frühen Stadien glaube ich einen Strang erkannt zu haben, welcher beide Polkörper mit einander verbindet, wie eine Centralspindel. Die Polkörper verhalten sich gänzlich wie Sphären zur Spindel; ihr Bau zeigt jedoch keinerlei Centrirung, auch sind sie durch eine feste, membranartige Schicht von dem umgebenden Plasma ebenso wie von dem eigentlichen Chromatinkern getrennt. Die Verschiedenheit wird noch weiter dadurch gesteigert, dass die Polkörper ausser einer in feinen Alveolen angeordneten achromatischen Substanz zahlreiche Körner enthalten, welche der Färbbarkeit nach als Plastin zu bezeichnen wären (vergl. Fig. U—W). Eben solche Körner hatte ich seiner Zeit (97) auch in den Polplatten von *Kentrochona* gesehen und für echtes Chromatin genommen. Ich glaubte damals einen Unterschied gegenüber *Spirochona* darin constatiren zu können.

Aber das Auffallendste an der *Spirochona*-Spindel — die Eigenschaft, welche neben dem mechanischen Moment mich am meisten dazu bestimmt hat, sie hier zu besprechen — ist das Verhalten des Chromatins. Während dasselbe in dem Stadium der Fig. U, wo der chromatische Kerntheil ungefähr ringförmig ist, die Polkörper aber bereits in der Theilungsbewegung vorangegangen sind, noch in Form von feinen Granulen im achromatischen Gerüst regellos vertheilt ist,

folgt es bald dem Zug der sich streckenden achromatischen Gerüstsubstanz: die Chromatingranulen werden in Längsreihen angeordnet, wie sie BALBIANI schon abbildet. Was aber dabei auffallend ist

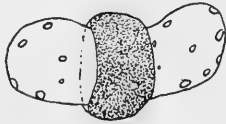


Fig. U.

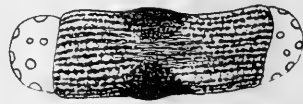


Fig. V.

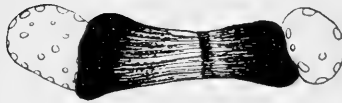


Fig. W.

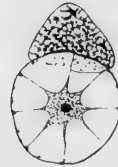


Fig. X.

und mich so sehr an entsprechende Bilder von *Noctiluca* erinnerte, ist der Umstand, dass in Folge einer optischen Täuschung unser Auge stets je 2 dieser Chromatinreihen zu einem Paar vereinigt; man hätte hier also ein ebenso gutes Recht, von gespaltenen Chromosomen zu reden, wie bei *Noctiluca* (Fig. V). Im weiteren Verlauf der Theilung wird das Chromatin an den Polen zusammengedrängt, die regelmässige Anordnung wird verwischt. Eine Anhäufung von Chromatin, welche vorher schon in der Gegend des Aequators bestand, ordnet sich nunmehr zu einer ganz regelmässigen Zellplatte an (Fig. W). Diese Zellplatte steht sicher, worauf schon die frühern Autoren hinwiesen, in irgend einem Zusammenhang zur Membranbildung an der Ablösungsstelle der Knospe. Auffallend ist es jeden Falls, dass nach meinen jetzigen Beobachtungen an Knospen, jungen und auch noch an ältern Thieren diese Gegend, welche ja auch der Anheftungsstelle der *Spirochona* annähernd entspricht, stark färbbar ist. Mit allen Chromatinfarbstoffen lässt sich eine ausgesprochene Färbung der Haftscheibe und ihrer Umgebung erzielen. Es handelt sich also um eine sogenannte Spindelplatte im Sinne HOFFMANN's, auf dessen verdienstvolle Arbeit ich für alle Vergleichen verweise (98). Ich konnte solche Bildungen noch bei verschiedenen andern Infusorien beobachten, so bei *Urocentrum turbo*, und konnte in dieser Protozoenabtheilung sogar Analoga des FLEMMING'schen Körpers nachweisen. Dies stimmt sehr schön zu der Theorie HOFFMANN's, dass die Zellplatte für membranumhüllte Zellen besonders wesentlich ist, denn

die Pellicula der Infusorien hat eine noch complicirtere Structur als die Membranen von Gewebezellen.

Das Verhalten der Fettropfen und Körnchen, welche sich bei der Kerntheilung von *Noctiluca* in der oben geschilderten gesetzmässigen Weise, ähnlich wie eine Zellplatte, gruppiren, veranlasst mich aber, der Ansicht HOFFMANN's entgegenzutreten, welcher die Zellplatte als ein quasi actives Zellorgan auffasst. Meine gesammten Anschauungen über die Lebenserscheinungen der Zelle veranlassen mich, in den Zellplatten nur die Effecte von Bewegungen des Zell- oder Kernplasmas zu sehen. Membranbildungen treten eben nur da als Folgeerscheinung der Theilung auf, wo gewisse membranbildende Substanzen durch die Druckvertheilung innerhalb der Zelle gesetzmässig an die Stelle transportirt werden, wo in Folge derselben Gesetzmässigkeit die Zellgrenzen der neuen Gebilde festgelegt sind. Darauf weist mich auch der Umstand hin, dass bei *Spirochona* die Kernplatte nicht genau in der Mitte zwischen den beiden Spindelpolen, sondern dem Knospenpol in bestimmter Proportion genähert liegt. Es ist eben die Stelle, wo die in entgegengesetzte Richtungen wachsenden Plasmamassen sich ein Punctum fixum schaffen; dieses hängt natürlich von dem auf die resultirenden Gebilde entfallenden Massen des Getheilten ab; wo also eine gleichmässige Theilung stattfindet, liegt es in der Mitte, wo eine ungleichmässige, wie bei der Knospung von *Spirochona* oder *Kentrochona*, liegt es näher dem Pol des kleinern Theilstücks.

Doch wenden wir uns wieder unserm eigentlichen Thema zu, um zu untersuchen, bis zu welchem Grade wir die Spindelbildung bei *Noctiluca* mit derjenigen von *Spirochona* vergleichen dürfen! Mit der Kernspindel von *Noctiluca* können wir natürlich nur den Theil der *Spirochona*-Spindel homologisiren, welcher nach Abzug der beiden Polkörper übrig bleibt. Somit wären die Polkörper mit den Sphären der *Noctiluca*-Theilung zu vergleichen? Nach unsern Erfahrungen: nein! Denn während die Sphären bei *Noctiluca* den deutlich erkennbaren Zweck haben, das Plasma der Zelle zu theilen, ist bei den Polkörpern der *Spirochona*-Spindel davon nicht die Rede. Wir sehen vielmehr in denselben die Theilungsproducte eines mit dem Kern eng verbundenen Gebildes. Der *Spirochona*-Kern stellt zu allen Zeiten — nur nicht unmittelbar vor der Spindelbildung — ein Doppelgebilde dar (vergl. Fig. X); zwischen den beiden Kernteilen finden sicherlich vielerlei Wechselbeziehungen statt; aber es ist durchaus nicht bewiesen, dass der achromatische Theil dem

chromatischen als Theilungsorgan dient. Die Mitosen vieler anderer Infusorien beweisen, dass der letztere sich ganz gut ohne ein solches Hilfsorgan theilen kann. Das constante Vorkommen des Gebildes in der ruhenden Zelle weist vielmehr darauf hin, dass es im Leben der ruhenden Zelle eine besondere Rolle zu spielen hat; demgemäss wird es bei einer Theilung auf die Tochterzellen vertheilt. Gegen das Plasma bleibt es aber ebenso wohl wie gegen den chromatischen Kerntheil während der ganzen Theilung durch eine deutliche Membran abgegrenzt. Es kann also ebenso wenig mit einer Sphäre wie mit einer Polplatte verglichen werden.

Die Kerntheilung von *Spirochona* ist nach all dem ebenso wie diejenige von *Noctiluca* kaum von der directen zu trennen, denn das Vorhandensein von besondern Gebilden, welche zur Zeit der Mitose an den Spindelpolen liegen, aber auf die Anordnung der Kernbestandtheile gar keinen Einfluss erkennen lassen, kann nicht als charakteristisch für indirecte Theilung betrachtet werden.

V. Die MORGAN'schen Sphären.

T. H. MORGAN hat im Ei von *Arbacia* und vielen andern marinen Invertebraten künstliche „Astrosphären“ durch Einwirkung von Salzlösungen erzielt. Schon nach der ersten Mittheilung von MORGAN (96) war mir die Wichtigkeit seiner Beobachtung aufgefallen, da seine Versuche vielfache Berührungspunkte mit meiner damals aufgeführten experimentellen Studie am Seeigellei (97) zeigten. Ich habe denn einen Aufenthalt in Neapel im Jahre 1897 dazu benutzt, um MORGAN's Versuche nachzuahmen, und kann seine Beobachtungen, soweit sie sich auf das am lebenden und frisch conservirten Ei Sichtbare beziehen, vollkommen bestätigen. Leider konnte ich aber die Untersuchung an Schnittpräparaten nicht fortführen, da das Material mir verloren ging. Es hat aber MORGAN selbst mittler Weile in einer ausführlichen Arbeit (99) diese Lücke ausgefüllt, und ich kann mich daher auf seine Angaben beziehen.

MORGAN's Abbildungen, besonders die figg. 18, 29, 30a, erinnern ausserordentlich an die Structures, welche wir bei *Noctiluca* kennen gelernt haben. Auch die Erscheinungen am Lebenden weisen auf eine Verwandtschaft beider Bildungen hin.

Meiner Ansicht nach besteht thatsächlich eine sehr grosse Uebereinstimmung, sowohl was die Entstehung, als auch was die Wirkung der Sphären in beiden Fällen anlangt. Denn die Auslegung, welche MORGAN für seine Beobachtungen gegeben hat, scheint mir den

Kern der Sache nicht zu treffen. Eine eingehende Kritik kann ich aus meinem Manuscripte wieder streichen, da mir seitdem das Referat von RHUMBLER über Zellmechanik (99) vorliegt, welcher in zutreffender Weise MORGAN's Interpretation bespricht. Vor allen Dingen wendet er sich mit Recht gegen die Auffassung der Asterenbildung als vitalen Vorganges; MORGAN hat sich in diesen Erörterungen nicht hinreichend klar ausgedrückt. Man könnte die Frage eher discutiren, wenn er sie scharf — und das würde bedeuten: im Zusammenhang mit der Plasmastructur — formulirt hätte. Mit RHUMBLER bin ich nämlich der Ansicht, dass das Asterenphänomen seine Ursache darin findet, dass durch die Zufügung der osmotisch wirksamen Salze locale Plasmaverdichtungen in der Zelle eintreten, welche auch auf das umgebende Plasmagerüst einen contrahirenden Einfluss ausüben.

Das Problem, um welches es sich hier handelt, ist identisch mit dem Problem der Protoplasmacontraction: beruht die Contraction auf unsichtbaren Structures oder auf Fasern u. dergl. in der Gerüstsubstanz des Protoplasmas? — Damit wäre sie vorläufig gänzlich der Untersuchung entzogen, man wäre darauf angewiesen, wie MORGAN mit Reizen und vitalem Geschehen zu arbeiten. — Oder beruht die Contraction auf proportionalen Verschiebungen zwischen der Gerüstsubstanz und den umschlossenen Substanzen, mag man dieselben nun als Enchylema und Hyaloplasma im Sinne BÜTSCHLI's oder irgend sonst wie sich angeordnet denken? Man wird daraus ersehen, dass ich MORGAN's Begriff „vital“ gerecht werde und ihn nicht für einen Vitalisten im Sinne der Metaphysik halte.

Wenn man sich aber in der grossen Frage der Plasmastructur und -bewegung noch keine Entscheidung zutraut — denn niemand wird hier Autoritätsglauben wünschen, und nur grosse Erfahrung kann zur Parteinahme berechtigen — so ist es berechtigt, mit den Begriffen Reiz und Contraction zu operiren, wenn man insbesondere dieselben als complexe Begriffe, welche der weitem Analysirung bedürfen, anerkennt.

Dies thue ich, indem ich bei den MORGAN'schen Asteren annehme, dass sie locale Contractionen des Protoplasmas darstellen, welche durch den Reiz der osmotisch eingedrungenen Salzlösungen veranlasst wurden. Wie sich im Detail bei diesem Vorgang Flüssigkeiten und Protoplasma zu einander verhielten, kann ich nicht darstellen, da meine Beobachtungen besonders über die feinen Structures nicht ausreichen. Immerhin bin ich berechtigt, auch auf Grund

der Schilderung MORGAN's, sie mit den Sphären von *Noctiluca* zu vergleichen, sowohl was ihre Structur als auch was ihre Entstehung anlangt.

Wenn ich MORGAN's Ansichten über die Wirksamkeit seiner Sphären folgen wollte, so dürfte ich diesen Vergleich nicht wagen. Aber er scheint mir sicher zulässig; denn in beiden Fällen sehen wir in der Zelle, durch hinzutretende Substanzen gereizt, das Protoplasma sich local contrahiren¹⁾. Wir sehen die entstandenen Sphären in beiden Fällen Bewegungen ausführen. MORGAN mag nun Recht haben, wenn er eine Beobachtung BOVERI's dahin deutet, dass das Auftreten von Centren nicht eo ipso eine Zelltheilung bedinge. BOVERI hatte nämlich (96) beobachtet, dass in einem Bruchstück eines Seeigeleies, in welches eine Sphäre hineingerathen ist, diese sich successive weiter theilt, ohne dass die Zelle dem entsprechend weiter getheilt wird. Aber nach meiner Ansicht hat die Sphäre nur die Bewegung des Plasmas zu vermitteln und hat zunächst nichts direct mit der Durchschnürung der Zelle, der Membranbildung u. s. w. zu thun. Dazu kommt noch, dass Membranbildung und Zellzertheilung an das Vorhandensein von Chromatin gebunden sind, von der Sphäre also in diesem Falle Functionen gefordert werden, die nicht zu den ihrigen gehören.

Das Problem, welches bei *Noctiluca* leichter zu durchschauen ist, weil zwei Centralplasmen von einander auf eine grössere Distanz entfernt werden müssen, ist aber bei fast jeder Zelltheilung gegeben. R. HERTWIG hat schon wiederholt auf die interessante Ausnahme aufmerksam gemacht, welche in dieser Beziehung die Richtungs-theilungen der Eier machen: und in der That sehen wir hier fast niemals Strahlungen, Sphären auftreten.

Wenn MORGAN gelegentlich erwähnt, dass nach seiner Ansicht Centrosomen verschiedener, theils cellulärer, theils nucleärer Herkunft sein könnten, so theile ich diese seine Meinung in dem Sinne, wie ich es im nächsten Abschnitt aus einander setzen werde.

VI. Theorie der Plasma- und Kerntheilungsbewegung.

Alle Beobachtungen und Ueberlegungen veranlassen mich, mich denjenigen Forschern anzuschliessen, welche für den flüssigen Ag-

1) Die von MORGAN geschilderten Centralkörner (Centrosomen) sehe ich nur als sehr intensive Verdichtungen der Grundsubstanz, nicht als wesentliche Bildungen an.

gregatzustand des Plasmas eintreten. Auch ich sehe in zahlreichen lebenden und conservirten Zellen Structures, welche ich, überzeugt durch BÜRSCHLI's bekannte physikalische Argumente, für den Ausdruck eines wabigen Aufbaues des Protoplasmas halte. Einige Gründe bewegen mich aber, wie ich bereits oben erwähnte, für meine Person diese Structur vorläufig noch nicht definitiv als Elementarstructur der lebenden Substanz anzunehmen; wie ich aber bereits in meiner vorläufigen Mittheilung aus einander setzte, nehme ich jeden Falls an, dass die in der Zelle continuirlich vorhandene Substanz das lebende Protoplasma ist, dagegen Alveolen und Granulen u. s. w. anderer Substanzen umschliesst, welche als Deuteroplasma oder Paraplasma zu bezeichnen sind¹⁾. Ueber den feinern Aufbau der Gerüstsubstanz vermag ich nach eigenen Beobachtungen nichts auszusagen. Ich habe bei wiederholten Studien an relativ sehr dicken Wabenwänden, an fadenförmigen Pseudopodien (Myxosporidien und Thalamophoren) und breiten Ektoplasmasäumen keine feinere Structur im Leben nachweisen können. Gegen die Bilder am conservirten Präparat lässt sich nach FISCHER's Erfahrungen, von denen ich einige durch Controlversuche bestätigen konnte, in Bezug auf den wabigen Aufbau derselbe Einwand machen, den RHUMBLER in Bezug auf die Filartheorie machte, dass nämlich solche Bilder bei der Gerinnung colloider Substanzen sehr leicht künstlich erzeugt werden. In Folge davon ist der Aufbau dieser Theile aus Waben theoretisch, wenn auch vielleicht ein theoretisches Postulat. Ich werde daher in meinen folgenden Ausführungen, um den Boden des thatsächlich Beobachteten nicht zu verlassen, zunächst nicht bis auf diese feinsten Structures zurückgehen, sondern nur anhangsweise ihre Verwerthung zur weitergehenden Analyse andeuten.

Die continuirliche Substanz betrachte ich als das eigentliche Protoplasma und damit als die Bewegungssubstanz der Zelle²⁾. Welche Vorgänge ereignen sich nun in dieser Substanz bei Bewegungen, z. B. Pseudopodienbewegungen? Wir können äusserlich zwei Modi constatiren, auf welche diese Bewegung zu Stande kommt. Einmal Lageveränderung, Wachsthum, Schwinden von Vacuolen,

1) Nachträglich ersehe ich aus dem Referat von RHUMBLER (in: Erg. Anat. Entwicklungsgesch., 99), dass auch von G. ANDREWS (97) sehr ähnliche Anschauungen geäußert worden sind.

2) Wie dies auch KUPFFER durch seine Unterscheidung von Protoplasma und Paraplasma that, dem ich mich in der Terminologie anschliesse.

welche dadurch Verschiebungen im Plasma veranlassen. SCHAUDINN (99) konnte bei *Trichosphaerium* beobachten, dass das Plasma der Pseudopodien seine hyaline Beschaffenheit durch Abgabe von Flüssigkeit nach innen erhält; die gleiche Beobachtung kann man auch bei andern Organismen machen (Myxosporidien).

Die zweite Form der Bewegung tritt uns als Contraction des Gerüstplasmas entgegen. RHUMBLER, welcher im Einklang mit der BÜTSCHLI'schen Theorie für die Gerüstsubstanz (der Wabenwände) ebenfalls eine Zusammensetzung aus Alveolen, für die feinsten schliesslich aus Micellen annimmt, hält diese Contractionsen für mechanisch genau so verursacht wie jene gröbern der ersten Form. Er nimmt an, dass durch rein physikalische Momente (z. B. Verdichtungsdruck der Oberfläche, cf. sein Referat, 99) eine Verdrängung der Inhaltsgebilde im Plasma stattfindet und dadurch eine Contraction des Plasmas zu Stande komme: so entstehe z. B. bei einer kriechenden Amöbe am Vorderende stets neues Ektoplasma (= contrahirtes Plasma), während entsprechendes am Hinterende in das Entoplasma einbezogen werde. Indem RHUMBLER seine Beobachtungen und Ideen mit solchen von VERWORN und LOEB verbindet, gelangt er auch zu chemischen Grundlagen seiner interessanten Erweiterung der VERWORN'schen Contractionstheorie. Die Einbeziehung der chemischen Vorgänge scheint mir nämlich unerlässlich, um zu einer wirklichen Einsicht in das Wesen der Plasmabewegung zu gelangen. Ich kann mich aus logischen Gründen der RHUMBLER'schen Auseinandersetzung über die Unabhängigkeit der physikalischen Vorgänge in der lebenden Zelle von der chemischen Beschaffenheit des Substrats nicht anschliessen. Man kann ihm den Einwand machen, dass er in seinen Ausführungen voraussetzt, was er beweisen will. Wir suchen doch erst zu erforschen, ob es sich thatsächlich bei den Vorgängen in der lebenden Substanz nur um bekannte Kräfte handelt, ob kein Vitalismus im Spiel ist; man darf wohl hoffen, dass sich ein Beweis gegen die Lebenskraft wird finden lassen, die Grundanschauung soll aber nicht in die Beweisführung Eingang finden; man darf sich also nicht zur Prämisse nehmen, dass die Kräfte unabhängig sind von Substrat. Erst dann wird der Beweis so exact, dass der Einwurf, es handle sich um ein blosses Analogiegeschehen, gegenstandslos wird. Das aber, was RHUMBLER als Folgerungen aus seiner Prämisse zieht, dass die künstlich nachgeahmten Zellstrukturen zuverlässige Prüfsteine abgäben und dass sie gleiche Vorgänge bei verschiedenartigen

Zellen erklärten, das sind wohl Thatsachen, welche zu Gunsten der von ihm als sicher angenommenen Mechanik sprechen, aber keine Folgerungen, so lange die letztere nicht bewiesen ist.

Betrachten wir nun die Vorgänge bei der Theilung von *Noctiluca*, so können wir in ihrer Erklärung bis zu einem gewissen Punkt gelangen, ohne besondere Annahmen zu machen. Dabei können wir die Vorgänge im Kern und ausserhalb im Plasma bis zu einem gewissen Punkt unabhängig von einander betrachten.

Im Kern sehen wir eine Bewegung eintreten, welche nach zwei entgegengesetzten Polen gerichtet ist. Austritt von Substanz aus dem Kern leitet diesen Vorgang ein. Er giebt sich dadurch zu erkennen, dass zunächst die longitudinal angeordneten Plasmawände an Masse zunehmen auf Kosten der Querverbindungen, dann, indem sich an den beiden Polen die Substanzen des Kerns ansammeln, indem die Mittelregion verödet. Diese collabirt denn auch in der Folge. Es resultirt ein Zustand, als ob der Inhalt des Kerns nach zwei entgegengesetzten Punkten desselben, einer Amöbe vergleichbar, gekrochen sei; offenbar die Folge einer Contraction und zwar der achromatischen Kernsubstanz, welche die übrigen Substanzen mit sich führt. Dabei muss nothwendiger Weise ein Rückstoss von Substanzen abweichenden specifischen Gewichts stattfinden. Dass dieser Rückstoss in gewissem Sinn auch eine Stemmwirkung in der Spindel veranlassen muss, ist ja selbstverständlich. Zunächst betrifft diese bei *Noctiluca* die Vacuolenflüssigkeiten, also Bestandtheile des Kernsafts, welche öfters eine spindelförmige Auftreibung des Verbindungsstücks der beiden Tochterkerne zur Folge hat, jene im Capitel III besprochene Erscheinung (vergl. Fig. C). Eine gleiche Erscheinung findet sich auch bei andern Kernen, so den Nebenkernen von Infusorien. Bei *Noctiluca* führt die Annahme, dass im Verbindungsstück Zellsaft unter Druck steht — nebenbei gesagt, ist dies nur in einem Kern mit allseitig geschlossener Membran möglich (cf. Nebenkern der Infusorien) — zur Erklärung einer weitern Erscheinung, ich meine der oben (S. 22) erwähnten Bildungen am Mittelstück einer schon sehr gestreckten Theilungsfigur. Dort war das Verbindungsstück collabirt, statt dessen hatten sich im Plasma, unmittelbar anliegend, ungewöhnlicher Weise secundäre Contractionen gebildet, welche man sich durch den Austritt der Flüssigkeit erzeugen denken muss.

Bei andern Organismen, in deren Kernen sich färbende Bestandtheile von verschiedenem specifischen Gewicht vorhanden sind,

kommt es zur Bildung einer Kernplatte, wie wir es oben bei *Spirochona* sahen, wo sogar deren Lage den getheilten Massen entsprach. Das kann man sich so erklären, dass der Masse der contrahirten Substanz ein proportionaler Rückstoss entspricht — natürlich gleichartige Zusammensetzung der Substanzen vorausgesetzt.

Wir haben also bei der Theilung des Kerns keine wesentlich andere Erscheinung, als wenn sich eine ganze Zelle, eine Amöbe z. B., theilt. Die Bewegungssubstanz setzt sich nach zwei verschiedenen Richtungen in Bewegung, alles Andere folgt passiv; räthselhaft bleibt dabei nur der Anstoss zur Bewegung und dass es sich gerade um zwei und nicht mehr Richtungen handelt.

Dies ist ein Punkt, wo wir noch weiter beobachten und analysiren müssen. Wenn ich glauben wollte, weil ich nun zunächst nicht weiter komme, sei hier weiter nichts zu analysiren, so käme ich zu demselben Ergebniss wie DRIESCH (99), der durch das von ihm selbst aufgestellte Localisationsproblem sich das Bekenntniss zum Vitalismus abnöthigen liess.

Einiges weist ja bereits auf den Weg hin, den wir bei der Lösung dieser Frage einschlagen müssen. HERTWIG (98) hat betont, dass ein gewisses substantielles Gleichgewicht zwischen Kern und Plasma zur normalen Function nothwendig ist, dass die Störung dieses Gleichgewichts zur Copulation führt. Aehnliche Momente müssen auch die gewöhnliche Theilung beeinflussen (vergl. das oben S. 33 u. 34 Gesagte). Jeden Falls führt im Anfang der Theilung der Ueberschuss bestimmter Stoffe zur Bildung der Sphäre und damit zur Einleitung der Plasmatheilung. Viele Beobachter haben bereits bei den verschiedensten Organismen im Beginn der Karyokinese Uebertritt von Kernsubstanzen in das Plasma festgestellt. So auch R. HERTWIG (98), wenn er mit einem solchen Vorgang die Bildung der Plasmakegel bei *Actinosphaerium* in Zusammenhang bringt. Vor der Primärkaryokinese von *Actinosphaerium* erfolgt offenbar eine Abgabe von Kernmaterial an das umgebende Plasma, es finden sich in demselben färbbare Kernchen, die Substanz, aus welcher die Polkegel hervorgehen, ist färbbar; und vor allem interessant ist HERTWIG's Beobachtung, welche, wie bei vielen andern Organismen, so auch bei *Noctiluca* zutrifft, dass der Actinosphärenkern vor der Theilung sich lebhaft amöboid bewegt. Das weist doch auf aussergewöhnliche Spannungsverhältnisse hin. Auch wird dadurch ein locales Heraustreten von Substanz an der durchlässigsten Stelle verständlich. Vielleicht liegt in dieser Thatsache sogar die nächste

Ursache der Theilung, dass nämlich ein Ueberfluss an Substanz irgend welcher Art sogleich durch Austritt dieser Substanz wirksam wird für die Theilung. Dass unter den verschiedenen Substanzen Chromatin besonders in Betracht kommt, scheint nach vielen, auch meinen Beobachtungen, festzustehen.

Kehren wir nun zur Sphärenbildung und Plasmatheilung zurück. Schon im Ruhezustand ist der Kern von *Noctiluca* von einem feiner structurirten Plasma umgeben. Dies deutet darauf hin, dass während der vegetativen Thätigkeit des Kerns ein zeitweiliger Stoffaustritt aus seinem Innern stattfindet. Ein gleichmässiger continuirlicher Stoffaustausch könnte wohl kaum diese Wirkung haben, welche ja offenbar auch in einer Contraction von Gerüstsubstanz und einem Abtreiben aller gröbern Partikel ihre Erklärung findet. Ein Intermittiren der Erscheinung ist aber gerade bei einem mit starker Membran versehenen Kern sehr wahrscheinlich.

Tritt nun in einem beschränkten Bezirk mit einem Mal ein stärkerer Austritt von flüssiger Substanz auf, so führt das in der im 2. Capitel erörterten Weise zur Bildung einer Sphäre. Ich habe ja bereits dort die Erscheinungen so aus einander gesetzt, dass ich nicht mehr im Einzelnen darauf einzugehen brauche. Die übrigen Vorgänge verlaufen in derselben Weise wie innerhalb des Kerns. Die Pole weichen aus einander; dadurch, dass, von ihnen ausgehend, die Strahlen von Protoplasma an der Oberfläche der Zelle ansetzen, erinnert die Bewegung noch viel mehr an das Kriechen einer Amöbe. Die Wirkung des Rückstosses auf die paraplastischen Substanzen äussert sich morphologisch etwas anders als im Kern, einmal weil sie in der Region um die Axe des ganzen Systems von dem dort befindlichen Kern und der plasmatischen Centralspindel nicht zugelassen werden (Fig. D), dann weil um dieselbe herum die freien Partikel, insbesondere die Fetttropfen eine breite, flache Platte bilden, da sie nicht, wie in Kernen, wo solche Bildungen vorkommen, durch eine Membran eingeengt sind. Denn wie die Figg. 16, 17 und 20 zeigen, sind diese Körner und Granulen nicht in einem engen Ring gelagert, wie es im Schema Fig. D um der Veranschaulichung willen dargestellt werden musste. In wie weit diese Befunde zum Verständniss der besonders von HOFFMANN (98) studirten „Zellplatten und



Fig. D.

Zellplattenrudimente“ in Metazoenzellen beitragen, habe ich auf S. 41 aus einander gesetzt.

Wir sehen also, dass die Bildung und Bewegung der Sphären mechanisch verständlich ist, sich selbst auf die von RHUMBLER aufgestellten Vorstellungen zurückführen lässt, wir brauchen nur in jedem Fall statt Contraction Druckgefälle und die damit zusammenhängenden Begriffe einzusetzen.

Aber derselbe Punkt wie bei der Theilung des Kerns bleibt auch hier vorläufig im Dunkel; woher die Polarisation nach zwei Richtungen? Mein verehrter Lehrer, Herr Prof. R. HERTWIG, wandte dies auch sogleich ein in der Debatte über meinen Vortrag in der morphologischen Gesellschaft in München (99), indem er meine Beobachtung, dass kein Centrosoma vorhanden sei, bezweifelte und meinte, ohne ein solches sei gerade dieser Punkt sehr schwer verständlich. Ich habe seitdem viele weitere Präparate untersucht, ohne ein Centrosoma zu finden. Und auch abgesehen davon: wenn ein Centrosoma vorhanden wäre, so wäre für dasselbe der Vorgang ebenso schwer verständlich. Denn das Centrosoma ist doch auch kein Gebilde, dem wir andere Kräfte zuschreiben können als dem lebenden Plasma überhaupt.

Wir haben also kein gesondertes Centrosoma, sondern nur concentrirtes Protoplasma an dessen Stelle. Obwohl ich mich absichtlich in meinen Ausführungen im Grossen und Ganzen auf *Noctiluca* und andere Protozoen beschränken will, habe ich im vorigen Capitel die Betrachtung der MORGAN'schen Sphären in Metazoeneiern mit herein bezogen, weil ich glaube, dass in vielen andern Fällen solche Zustände des Protoplasmas als besondere Organe beschrieben worden sind. Schon in meiner vorläufigen Mittheilung habe ich darauf hingewiesen, dass ich die Uebereinstimmungen und das Auseinanderhervorgehen von Centrosomen, Spindeln, achromatischem Kerngerüst, Flagellen und Cilien darauf zurückführe, dass diese einfach aus reinem Protoplasma, welches nicht mit paraplasmatischen Bestandtheilen vermengt ist, bestehen. Natürlich gilt das nur so weit, als diese Gebilde nicht ganz besondere Differenzirungen zeigen. Ich will nicht allzu breit auf die Sache eingehen, vor allen Dingen nicht viele Fälle erörtern, da ISHIKAWA, welcher in seiner letzten *Noctiluca*-Studie ähnliche Gedanken wie die von mir ganz unabhängig von seiner erst kürzlich bekannt gewordenen Arbeit geäusserten vorbringt, ein ziemlich grosses Belegmaterial aufführt. Um mit den Cilien zu beginnen, so zeigt der Umstand, dass selbst kleine Stückchen losgelöster cilientragender Pellicula noch „schlagen“, dass der Sitz der Contractilität

in der Ciliensubstanz selbst liegen muss, ähnlich wie bei feinen Pseudopodien, welche sich aus sich selbst verlängern. Dass die Basalkörperchen von Cilien, wenn sie auch Centralkörperchen oft sehr ähnlich sehen, nicht von solchen abstammen müssen, beweist der Umstand, dass sie auch bei Infusorien vorkommen, wo es ja gar keine Centralkörper giebt.

Dass Geisseln mit Pseudopodien eine grosse Aehnlichkeit haben, ist ja eine besonders in frühern Stadien der Protozoenforschung vielfach erörterte Sache. Schon das plötzliche Hervorschnellen von Flagellen an beliebigen Stellen des Körpers bei manchen Organismen weist auf die Zulässigkeit dieses Vergleichs hin; der Bau der Flagellen weicht in den einfachen Fällen nicht von dem „körnchenfreier“ Pseudopodien ab. Ja manche Organismen können beide mit einander abwechselnd an denselben Stellen hervorbringen; so die Amöbenkeime der Myxomyceten und die merkwürdige *Dimorpha mutans*. In letzterm Falle sehen wir auch die Beziehungen beider zum Centralkorn vereinigt. So wie der Axenfaden der Pseudopodien, ist auch das Centralkorn der Heliozoen nur eine Verdichtung reinen Protoplasmas. Die grosse Bedeutung, welche das Centralkorn im Leben der Heliozoen besitzt, erlaubt nicht, es als eine absolut starre Bildung aufzufassen. Wenn wir also das Centralkorn als den Centralpunkt aller Bewegung bei den Heliozoen auffassen, so verstehen wir leicht seine Bedeutung für die Form dieser Organismen, bei denen jede Formveränderung durch Bewegungen der lebenden Substanz bedingt ist. Bei andern Organismen sehen wir Centrosomen oder Sphären nur als Mittelpunkte bestimmter Bewegungen auftreten; auch da wird uns z. B. bei der Embryonalentwicklung die Bedeutung derselben für die Formbildung des Embryos ohne weiteres verständlich, wenn wir bedenken, dass sie es sind, welche den Ort der Zellen bestimmen. In diesem Sinne hat ZUR STRASSEN alles Recht, die Bedeutung der Centrosomen von *Ascaris* für die Formbildung hervorzuheben (98).

Wir sehen weiter in Zellen Theilungsspindeln sich bilden, bei denen das achromatische Material bald vom Kern, bald von der Zelle, bald von beiden geliefert wird. Es liegt nichts näher, als — besonders im letztern Falle anzunehmen, dass Plasma und Achromatin nur verschiedene Erscheinungsformen derselben Substanz sind. Zu Gunsten dieser Anschauung möchte ich eine weitere Thatsache beibringen. HERTWIG hat neuerdings (99) bei *Arcella* und andern Thalamophoren ein merkwürdiges Chromatinnetz nachgewiesen, welches sich auf dem gewöhnlichen Plasmawerk der Zelle ausgebreitet zu gewissen Zeiten

findet und aus dem durch eine Art von freier Kernbildung eine grosse Anzahl von Kernen gebildet wird. Wo soll in diesen neu gebildeten Kernen das Achromatin herkommen, wenn es nicht identisch ist mit dem Plasma der Zelle? Das Achromatin stellt also nach meiner Anschauung eine Verdichtungsform des Protoplasmas dar.

Prüfen wir die Ansichten, welche man sich im Lauf der Zeit über die erste Entstehung von Kernen in den Organismen gebildet hat, so stimmen diese sehr wohl mit meiner Hypothese überein.

BÜTSCHLI, dessen Ansichten als diejenigen des besten Kenners einerseits des Protoplasmas, andererseits der Organismen, welche man früher als Moneren zusammenfasste, am meisten maassgebend sein müssen, vertritt in seinen neuern Publicationen (90 u. 96) folgende Anschauungen: Da nach seinen Untersuchungen über den kernartigen Aufbau der niedern und über den geringen Bestandtheil von freiem Plasma der höhern Bacteriaceen dem Kern sicher eine grosse Ursprünglichkeit zukommt, so verwirft BÜTSCHLI die alte Plassonhypothese von VAN BENEDEN und HAECKEL, ebenso WIESNER's Archiplasma. Es scheint ihm — wenn überhaupt bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens — am ehesten erlaubt, anzunehmen, dass beide Substanzen, d. h. Kernsubstanz und Protoplasma, gleichzeitig entstanden seien, und gerade in dem Zusammentreffen beider Substanzen den Ausgangspunkt der Lebensvorgänge zu erblicken.

Wenn ich diese Anschauungen in den nachfolgenden Zeilen auf Grund meiner Beobachtungen und Erwägungen etwas zu erweitern suche, so betone ich, dass es nur ganz vorsichtige hypothetische Versuche sind, das Bedürfniss, sich die Entstehung von Zellen und Organismen irgend wie vorzustellen, im Einklang mit den bekannten That-sachen zu befriedigen.

BÜTSCHLI hebt hervor, dass bei den etwas grössern Bacteriaceen jeden Falls schon eine Hülle von Protoplasma vorhanden sei, besonders aber bei den geisseltragenden die Geissel aus solchem bestehe. Nach meiner Ansicht ist das eigentliche Plasma auch im Kern vorhanden, nur in dichter, reinerer Form als im Zellplasma. Wie wir schon bei den geisseltragenden Bacteriaceen einen, wenn auch minimalen, Zellkörper als Träger der Bewegung auftreten sahen, so musste dieser Theil des Organismus stets an Bedeutung gewinnen, je complicirter die Bewegungsorgane wurden. Diese Complication können wir uns aber nur im Zusammenhang mit einer Modification des Stoffwechsels des betreffenden Organismus vorstellen. Besonders auf Grund der Anschauung, dass der Kern das Centrum der Athmung der Zelle

ist, muss man sich vorstellen, dass bei Organismen, deren Stoffwechsel mit gröbern Anfangs-, Zwischen- und Endproducten vor sich ging, eine Arbeitstheilung eintrat, welche dem extranucleären Plasma mit einer grössern Bedeutung auch einen grössern Umfang zuwies. Es scheint mir manches darauf hinzuweisen, dass das Zellplasma in der Form, wie wir es bei den meisten Zellen sehen, eine Differenzirung aus dem Kern darstellt. PLENKE hat neuerdings merkwürdige Beziehungen des Kerns zur Geissel bei Myxomycetenschwämmern und Flagellaten aufgefunden (99) und in seiner Arbeit eine Menge von Fällen aus der Literatur erwähnt, wo Geissel- und Cilienbildungen eine Verbindung mit dem Kern oder Centrosoma, Centrankorn oder andern sich in der Färbung ähnlich wie letztere verhaltenden Körpern (Basalkörpern etc.) aufwiesen. Er kommt zu dem Resultat, ebenfalls in diesen Gebilden Gleichartigkeiten zu vermuthen, ohne jedoch eine allgemeine Grundlage für dieses Endergebniss zu suchen. Mir scheinen seine Resultate sehr dafür zu sprechen, dass wir eine Gleichartigkeit der Substanz als Ursache der Uebereinstimmungen annehmen müssen. Und zwar weisen gerade PLENKE's eigene Beobachtungen auf ein ursprüngliches Ausgehen vom Kern hin.

Ich selbst konnte an ganz jungen Keimen von Myxosporidien beobachten, dass ihr Kern sich nicht viel schärfer vom Plasmakörper absetzte als etwa der Centrankörper einer Bacteriacee; dabei bestand dieser Plasmaleib zunächst aus einer ganz beschränkten Zahl von Alveolen, welche sich manchmal in einer einzigen Schicht um den Kern anordneten. Erst beim Wachsthum, während sich der Körper mit verschiedenen Stoffen anfüllte, die Pseudopodienbildung begann, konnte man einen grössern Gegensatz zwischen Kern und Plasma feststellen, abgesehen natürlich von dem Vorhandensein des Chromatins. Jeden Falls war Anfangs das Achromatin des Kerns von dem Plasma des Zelleibs nicht zu unterscheiden, so dass ich bei den Veränderungen im Verlauf der Entwicklung den Eindruck hatte: das Kerngerüst behielt seine dichte Fügung, während das Zellgerüst aufgelockert wurde und sich mit paraplasmatischen Bestandtheilen erfüllte.

Man sieht, meine hypothetische Anschauung nähert sich in mancher Beziehung mehr den Plasson- oder Archiplasmahypothesen als BÜTSCHLI's Annahmen. Sie sucht allerdings in kernartigen Urganismen einen Ausgangspunkt, aber nimmt doch für Kern und Zelleib eine gleichartige Grundlage an. Im Kern sind trotzdem Substanzen enthalten, welche nicht im Zellplasma vorkommen, und umgekehrt, entsprechend den beiden durch Arbeitstheilung zugefallenen besondern Functionen.

Seit BÜTSCHLI jene Anschauungen formulirte, sind einige Thatsachen bekannt geworden, welche für die lange Zeit geleugnete freie Kernbildung sprechen (so z. B. HERTWIG's Beobachtungen an *Arcella* und *Actinosphaerium*, 99). Diese beweisen, dass im Zellplasma Kerne entstehen können, wenn nur die specifischen Kernstoffe, vor allem Chromatin, zur Verfügung stehen.

Es läge nahe, zum Schluss noch die Knospenbildung in ihrer Abhängigkeit von der Sphäre mechanisch zu analysiren, in ähnlicher Weise, wie es ZIEGLER (98) und RHUMBLER (99) für die Furchung des Ctenophoreneies versucht haben. So weit wie es auf Grund meiner Befunde möglich ist, habe ich die Verhältnisse im 3. Capitel beleuchtet. Weiter zu gehen in der physikalischen Analyse, würde ich ohne beständige Controle am Lebenden nicht wagen. Da ich, wie gesagt, bei der Untersuchung am Meer nicht hinreichend Zeit hatte zu anhaltenden Beobachtungen, reichen meine Notizen nicht aus.

VII. Der Entwicklungskreis von *Noctiluca*.

In aller Kürze will ich noch den Entwicklungskreis von *Noctiluca* skizziren und die Lücken bezeichnen, welche unser Beobachtungsmaterial noch aufzuweisen hat. Ich habe dies bereits in meiner vorläufigen Mittheilung (99) gethan, da aber dieselbe schwer zugänglich ist, so will ich dies noch an dieser Stelle wiederholen.

Die Frage, welche noch der Aufklärung bedarf, ist die Reduction bei der Copulation. Die neuern Forschungen über Protozoen haben als allgemeine Begleiterscheinung der Befruchtungsvorgänge eine vorhergehende oder nachfolgende zweimalige Theilung der Copulationskerne nachgewiesen, wobei die resultirenden Gebilde — Homologa der Richtungskörper der Metazoeneier — zu Grunde gehen. Somit ist man veranlasst, bei jedem neu untersuchten Protozoon nach derartigen Vorgängen zu fahnden.

Nun giebt es in dem sehr einfachen Entwicklungskreis der *Noctiluca* zwei Punkte, wo ein solcher Punkt der Beobachtung bisher entgangen sein kann. Der Entwicklungskreis zeigt folgende Stadien: ausgewachsenes Thier — wiederholte Theilungen — (eventuelle Ruhestadien) — Copulation — Knospung — dinoflagellatenähnliches Stadium — Auswachsen zum Anfangsstadium.

Eine Reduction kann kurz vor oder nach der Copulation übersehen worden sein, wenn sie nach dem bisher bekannten Typus verläuft (wie bei Heliozoen oder Desmidiaceen z. B.). Nun hat PLATE (87) am lebenden Object gesehen, dass bei der Copulation die Kerne sich

zuerst einander nähern, dann sich wieder von einander entfernen, um sich erst schliesslich zu vereinigen. Diese Beobachtung, welche ja in keiner Weise etwas von Structurdetails enthält, sowie einige Kernbilder, färbare Brocken in jungen Knospungsscheiben und nicht deutbare Stadien in meinen eigenen Präparaten lassen die Möglichkeit offen, um diesen Zeitpunkt noch unbekannte Vorgänge zu vermuthen.

Aber es bleibt auch für eine andere Vermuthung Raum. Wir haben in den soeben zum Vergleich herangezogenen Protozoenreifungen solche vom Typus der Eireifung vor uns, wo die Mutterzelle durch Abstossung zweier Richtungskörper befruchtungsbedürftig wird. Nun wäre aber auch eine Chromatinreduction nach dem Typus der Spermareifung möglich, wie sie scheinbar auch SCHAUDINN für *Trichosphaerium* (99) annimmt. Wahrscheinlicher ist immerhin eine Reifung nach dem andern Typus. Der Begriff und Sinn der Reifung, welcher ja seit seiner Aufstellung ein umstrittener gewesen ist, wird voraussichtlich gerade aus dem Gebiet der Protozoenforschung noch manche Aufhellung erfahren. Dass zu dem Verständniss der Reifungsvorgänge eine genaue Kenntniss von der Bedeutung der einzelnen Kernbestandtheile gehört, ist leicht einzusehen. Vielleicht geben die in dieser Arbeit gezogenen Schlussfolgerungen einige Anregungen in dieser Hinsicht.

Literatur.

I. Ueber *Noctiluca*.

- BÜTSCHLI, O. (89), Cystoflagellaten, in: BRONN, Class. Ordn., V. 1.
 CALKINS (99), Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa, in: Journ. Morph., V. 15 (auch privately printed 1898).
 CIENKOWSKI (71), Ueber Schwärmerbildung bei *Noctiluca miliaris*, in: Arch. mikr. Anat., V. 7.
 — (73), Ueber *Noctiluca miliaris* SUR., ibid. V. 9.
 DOFLEIN, F. (99), Ueber die Fortpflanzung von *Noctiluca*, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1899, Heft 3.
 ISHIKAWA, C. (91), Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationsercheinungen bei den Noctiluceen, in: Zool. Anz., V. 14.
 — (94a), Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 8.
 — (94b), Studies of reproductive elements. II. *Noctiluca miliaris* SUR., its division and spore formation, in: J. Coll. Sc. Univ. Tokyo, V. 6, Pt. 4.
 — (99), Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*, ibid. V. 12, Pt. 4.
 PLATE (88), Zool. Jahrb., V. 3 Anat.
 ROBIN, CH. (78), Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques, in: Journ. Anat. Physiol., V. 14.

II. Ueber Zelle und Protozoen.

- BALBIANI (95), Sur la structure et la division du noyau chez le Spirochona gemmipara, in: Ann. Microgr., V. 7.
 BOVERI (87—90), Zellstudien, Jena.
 BÜTSCHLI (80—89), Protozoa, in: BRONN, Class. Ordn.
 — (90), Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen, Leipzig 1890.
 — (92), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Proto-plasma, Leipzig 1892.
 — (96), Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien, Leipzig 1896.
 DOFLEIN (97), Karyokinese des Spermakerns, in: Arch. mikr. Anat., V. 50.
 — (97b), Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. I. Kentrochona nebaliae ROMP., in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat.
 — (99), Ueber Eibildung und Eiablage von *Bdellostoma stouti* LOCK., in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
 — (1900), Die Parasitentheorie des Carcinoms, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1900.
 — (1900), Ueber Vererbung von Zelleigenschaften, in: Verh. deutsch. zool. Ges. 1900.
 DRIESCH (99), Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens, in: Arch. Entw.-Mech., V. 8.

- DRIESCH (1900), Entwicklungsphysiologie, in: Erg. Anat. Entw., V. 8.
- FISCHER (99), Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.
- HERTWIG, R. (77), Ueber den Bau und die Entwicklung von *Spirochona gemmipara*, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 11 (N. F. V. 4).
- (95), Ueber Centrosoma und Centralspindel, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1895.
- (96), Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, Leipzig 1896.
- (98), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichorni*, in: Abh. Bayr. Akad. Wiss. 2. Cl., V. 19, 3.
- (99), Ueber die Encystirung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*, in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
- HOEFMANN (98), Ueber Zellplatten und Zellplattenrudimente, in: Z. wiss. Zool., V. 63.
- LAUTERBORN (95), Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella*, ibid. V. 59.
- LENHOSSÉK (98), Ueber Flimmerzellen, in: Anat. Anz., Erg. zu V. 14.
- LIST (96), Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. I. Ueber die Färbung thierischer Gewebe mit Berliner Blau, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12.
- LOEB (99), On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (plutei) from the unfertilized egg of the sea urchin, in: Amer. Journ. Physiol., V. 3.
- MORGAN (99), The action of the salt-solution on the infertilized and fertilized egg of *Arbacia* and of other animals, in: Arch. Entw.-Mech., V. 8.
- PLENGE (99), Ueber die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen etc., in: Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. V. 6.
- PRZESMYCKI (97), Intravitale Färbung des Kerns und des Protoplasma, in: Biol. Ctrbl., V. 17.
- RHUMBLER (99a), Die Furchung des Ctenophoreneies nach ZIEGLER und deren Mechanik, in: Arch. Entw.-Mech., V. 9.
- (99b), Allgemeine Zellmechanik, in: Erg. Anat. Entw., V. 8.
- RÜCKERT (99), Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
- SCHAUDINN (96), Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage, in: Verh. deutsch. zool. Ges. 1896.
- (99), Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldi*, in: Anh. Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1899.
- ZIEGLER (98), Experimentelle Studien über die Zelltheilung. III. Die Furchungszellen von *Beroë ovata*, in: Arch. Entw. Mech., V. 7.
- ZUR STRASSEN (98a), Ueber das Wesen der thierischen Formbildung, in: Verh. deutsch. zool. Ges. 1898.
- 98b), Ueber die Riesenbildung bei *Ascariseiern*, in: Arch. Entw. Mech., V. 7.

Tafelerklärung.

Tafel 1—4.

Abkürzungen für sämtliche Tafeln.

<i>Cy</i> Cytostomreste	<i>Nsp</i> Kernspindel
<i>N</i> Kern	<i>Pl</i> Plasmaspindel
<i>Nc</i> Nucleolus	<i>Rf</i> Reservefett
<i>Na</i> Nahrungsvacuole	<i>Sph</i> Sphäre.

Alle Figuren beziehen sich auf *Noctiluca miliaris* SUR.

Tafel 1.

- Fig. 1. Ruhender Kern. Karmin + Berliner Blau.
 Fig. 2. Desgl. Osmiumpräparat. Structur theilweis sehr deutlich.
 Fig. 3. Desgl.
 Fig. 4. Kern, sich zu einer Theilung anschickend. Ein Nucleolus ist stark gefärbt. Die Structur des Kerngerüsts ist sehr fein geworden. An der einen Seite des Kerns ist das Plasma sehr feinmaschig geworden: beginnende Sphärenbildung. Osmiumpräparat, Boraxkarmin.
 Fig. 5. Ruhekern mit deutlicher Anordnung des Chromatins in den Nucleolen und auf dem Kerngerüst. Osmiumpräparat, Boraxkarmin.
 Fig. 6. Kern, sich zur Theilung vorbereitend; beginnende Auflösung von Nucleolen. Nur in letztern ist die Structur eingezeichnet.
 Fig. 7. Kern mit frisch gebildeter Sphäre aus einem Copulanten. Sublimat, Boraxkarmin.
 Fig. 8. Beginnende Theilung. Nucleolen in Auflockerung. Sphärenbildung im Gange. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.
 Fig. 9. Etwas fortgeschrittenes Stadium; die Sphäre zeigt bereits verschiedene Zonen. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.
 Fig. 10 u. 11. Zwei Schnitte (etwas schief) durch einen Kern im Anfang der Theilung. Bemerkenswerth ist vor allem die Anordnung des Protoplasmas. Osmium; Eisenhämatoxylin.
 Fig. 12. Knospenhügel aus einem $\frac{2}{4}$ Stadium von oben gesehen, um die Anordnung des Protoplasmas zu zeigen; durch dasselbe schimmert ein Theil der (gefärbten) Kernspindel durch. Osmium, Boraxkarmin.

Tafel 2.

Fig. 13. Spiremstadium eines Kerns. Osmium, Eisenhämatoxylin, Schnitt.

Fig. 14. Etwas späteres Stadium. Gleiche Behandlung, Schnitt.

Fig. 15. Unipolare Differenzirung des Kerns. Bildung der Sphäre. Gleiche Behandlung, Schnitt.

Fig. 16. Kern und Plasmaspindel neben einander; um beide zieht sich die Reservefettplatte. Osmiumpräparat, erst in Boraxkarmin, dann Eisenhämatoxylinfärbung studirt. Zeichnung, aus zwei Schnitten combinirt.

Fig. 17. Etwas gestrecktere Spindel. Schnitt. Die Membran ist vollkommen erhalten. Etwas schematisirt.

Fig. 18. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium wie Fig. 16; etwas schief nahe der Ebene der Reservefettplatte geführt.

Fig. 19. Theil eines solchen Schnittes.

Fig. 20. Mittleres Stadium der Theilungsspindel; medianer Schnitt. Auf der Abbildung ist nur ausgezeichnet, was von dem einen Schnitt getroffen war; der untere Theil der Zeichnung, nur in Umrissen dargestellt, ist aus den folgenden Schnitten combinirt. Plasmastructur, Sphäre, Kernbau und Reservefettplatte sind deutlich erkennbar. Osmium, Eisenhämatoxylin.

Fig. 21. Theil eines ähnlichen Stadiums. Schnitt weiter oben geführt als in Fig. 20; zeigt den Verlauf der in der Kernrinne gelegenen Plasmaspindel. Im Plasma zahlreiche Granula. Osmium, Eisenhämatoxylin.

Fig. 22. Aehnliches Stadium. Nur auf der rechten Seite ausgezeichnet. Demonstrirt die Anordnung des Chromatins. Osmium, Eisenhämatoxylin.

Fig. 23. Mehrere Knospen aus einem $\frac{1}{3}\frac{6}{2}$ Stadium. Steigende Isolation der Plasmaspindel. Von oben gesehen. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Fig. 24. Zwei Knospen, deren Theilung von einander fast vollendet ist ($\frac{8}{16}$ Stadium). Einbuchtung der Kerne, Beziehungen der Plasmaspindeln zum Wandplasma. Von der Seite gesehen. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Fig. 25. Knospe des $\frac{3}{6}\frac{2}{4}$ Stadiums; ausser dem Wandplasma ist die Plasmaspindel das einzige Plasma der Knospe. Sublimat, Boraxkarmin.

Tafel 3.

Fig. 26. Copulation. Die Kerne sind durch das Reservefett vollkommen verdeckt.

Fig. 27. Copulation. Stadium etwas später als das vorige. In beiden Copulanten sind die Cytostome noch deutlich sichtbar (*Cy*). Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Fig. 28. Schnitt durch etwas späteres Stadium. Die Kerne sind unipolar differenzirt und haben je eine Sphäre gebildet. Osmium, Eisenhämatoxylin.

Fig. 29. Stadium nach der Copulation; zur Knospung sich anschickend. Neben dem Kern liegt eine deutlich abgegrenzte Sphäre. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Tafel 4.

Fig. 30—34. Die ersten Stadien der Knospung.

Fig. 30. $\frac{1}{2}$ Stadium. Der Kern schickt sich zur ersten Theilung an. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Fig. 31. 2er Stadium. Von der Seite gesehen. Osmium, Boraxkarmin.

Fig. 32. $\frac{2}{4}$ Stadium. Beginnende Theilung. Von oben gesehen. Plasmaspindeln bemerkenswert. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.

Fig. 33. $\frac{2}{4}$ Stadium; fortgeschritten. Links bei mittlerer, rechts bei hoher Einstellung. Die rechte Seite zeigt die Bildung der Knospenhügel und die Reservefettplatte. Links ist zum Theil die Plasmamantelspindel deutlich. Osmium, Boraxkarmin.

Fig. 34. $\frac{4}{8}$ Stadium. Theils bei mittlerer, theils bei hoher Einstellung gezeichnet, um die Anordnung des Plasmas in den Knospenhügeln zu zeigen (vergl. auch Fig. 12). An allen Spindeln ist deutlich der centrale Theil der Plasmaspindel, welcher die Sphären verbindet, in seinem geschlängelten Verlauf zu erkennen. Alle Spindeln noch auf gleichem Stadium.

Zur Morphologie und Biologie einiger Coccidienformen, *Coccidium oviforme* Leuckart und *Coccidium fuscum* Olt.

Beiträge zur Kenntniss der Coccidien.

Von

Dr. Valentin Voirin,

städtischem Thierarzt zu Frankfurt a. M.

Hierzu Tafel 5.

Nachdem ich mich längere Zeit mit der Erforschung der morphologischen und biologischen Verhältnisse einiger Coccidienformen beschäftigt und besonders eingehende Studien über die von OLT entdeckte und mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegte Form gemacht habe, erlaube ich mir in Beifolgendem die Befunde und Resultate meiner Untersuchungen der Oeffentlichkeit zu übergeben.

Dem hochverehrten Herrn Docenten Dr. OLT für die Anregung zu dieser Arbeit und bereitwillige Unterstützung an dieser Stelle öffentlich zu danken, ist für mich eine angenehme Pflicht. Ebenso danke ich meinem Collegen, Herrn Assistenten BRÜCHER, Giessen, für die Anfertigung der Zeichnungen.

Verzeichniss der citirten und benutzten Literatur.

- EIMER, Ueber die ei- oder kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbelthiere. Würzburg 1870.
- FLATTEN, Untersuchung über die Haut des Schweines. Inaug.-Diss. Berlin 1894.
- HARZ, Artikel Gregarinen in: Encyclop. ges. Thierheilkunde. Wien 1887, V. 4, p. 89—94.
- JOHNE, Bericht über das Veterinärwesen im Königreich Sachsen für das Jahr 1881, p. 60 und 61.
- LEUCKART, R. (1879—1886), Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten.

- LUNGERSHAUSEN, Ueber Hypotrichosis localis cystica. Inaug.-Diss. Leipzig 1894.
- OLT, Ueber die Entstehung des sogenannten Schrotausschlages beim Schweine, in: Zeitschr. Fleisch- und Milchhygiene. Jahrg. 6, p. 5—8.
- Der Schrotausschlag des Schweines, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilkunde, V. 22, Heft 6, 1896.
- OSTERTAG, Handbuch der Fleischbeschau, 1. Aufl. p. 317—324, 2. Aufl. p. 438—441, 3. Aufl. p. 284 und 285, p. 532—536.
- PFEIFFER, L., Die Protozoen als Krankheitserreger, sowie der Zellen- und Zellenkern-Parasitismus bei nicht bakteriellen Infektionskrankheiten des Menschen. 2. Aufl. Jena 1891.
- Die Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge. Jena 1895.
- PFEIFFER, R., Protozoenforschung. 1. Heft. Berlin 1892.
- SCHAUDINN und SIEDLECKI, Beiträge zur Kenntniss der Coccidien, in: Verh. zool. Ges., 1897.
- SCHUBERG, A., Die Coccidien aus dem Darm der Maus, in: Verh. naturhist. med. Ver. Heidelberg, N. F., V. 5, 1897.
- SIEDLECKI, M., Reproduction sexuée et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche (*Klossia octopiana* SCHN.) 1898.
- Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche, in: Ann. Inst. Pasteur, 1898.
- Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la Coccidie des Tritons (*Coccidium* propr. SCHN.), 1898.
- Étude cytologique et cycle évolutif de l'*Adelea ovata* SCHNEIDER, in: Ann. Inst. Pasteur, 1899.
- SIMOND, P. L., Note sur le dimorphisme évolutif de la Coccidie appelée *Karyophagus Salamandrae*, 1896.
- L'évolution des Sporozoaires du genre *Coccidium*, in: Ann. Inst. Pasteur, 1897.
- V. WASIELEWSKI, Sporozoenkunde. Jena 1896.
- ZÜRN, Die kugel- und eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Hausthieren. Leipzig 1878.
-

Geschichtlicher Rückblick.

Es kann nicht meine Absicht sein, alle die verschiedenen Coccidienformen, die in den letzten Decennien mehr oder weniger genau untersucht und beschrieben wurden, in den Rahmen meiner Untersuchungen zu ziehen. Wie schon Anfangs erwähnt, handelt es sich in erster Linie um einige interessante Mittheilungen der morphologischen und biologischen Verhältnisse der von OLT entdeckten und mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegten Form. Ich habe dabei Vergleiche gezogen zwischen dieser und andern bekanntern Formen, besonders mit *Coccidium oviforme* und einigen andern zur Gattung *Coccidium* LEUCKART gehörigen Arten.

Ziehen wir hier kurz das Resumé über das, was sich über die wichtigsten Coccidienformen in der Literatur findet, wobei jedoch in erster Linie nur die Formen Erwähnung finden sollen, die eine klinische und pathologisch-anatomische Bedeutung haben. Ich will noch erwähnen, dass ich mich hier an eine streng zoologische Classificirung nicht halte.

Bei Besprechung der bekanntern Coccidienarten glaube ich die von LEUCKART entdeckte Form (*Coccidium oviforme*), die die Ursache der Kaninchengregarinosis ist, an die Spitze meiner Aufführungen stellen zu sollen, liegen uns doch gerade über diese Form die eingehendsten Studien vor. *Coccidium oviforme* wurde bekanntlich im Jahre 1839 in der Leber des Kaninchens entdeckt von HAKE, der jedoch die wahre Natur dieses Schmarotzers nicht erkannte; ebenso war NASSE, der im Jahre 1843 in MÜLLER's Archiv über denselben Organismus schrieb, sich nicht klar über die Bedeutung des Parasiten. REMAK (Patholog. und diagnostische Untersuchungen, Berlin 1845) hielt die Coccidienart für Gebilde, die denjenigen, die JOH. MÜLLER entdeckte und mit dem Namen Psorospermien belegte, ähnlich sein sollten. Es folgten Untersuchungen von KAUFFMANN (1857), von KLEBS (1859), von STIEDA (1865), von REINKE (1866), von WALDENBURG (1867), von RIVOLTA und verschiedenen andern. Ausser KAUFFMANN, STIEDA und REINKE war es aber besonders R. LEUCKART, der geniale Forscher auf dem Gebiete der Parasitenkunde, der auch über diesen Schmarotzer unsere Kenntnisse bedeutend bereichert hat, besonders was die Entwicklungsgeschichte und Sporenbildung anbelangt.

In der jüngsten Zeit war es besonders L. PFEIFFER, der in seinem Werke: „Die Protozoen als Krankheitserreger, sowie der Zellen- und Zellenkern-Parasitismus derselben bei nicht bakteriellen Infectiouskrankheiten des Menschen“ über eingehende Untersuchungen, speciell auch in der Entwicklungsgeschichte und Sporenbildung von *Coccidium oviforme* berichtet. Von andern Autoren wären noch zu erwähnen R. PFEIFFER, PODWYSSOZKI und SIMOND. Auf nähere Details dieser so allgemein bekannten Coccidienart will ich vorerst nicht eingehen.

KJELLBERG und EIMER beobachteten im Darmcanal des Menschen eine Coccidienform, die etwas kleiner war als *Coccidium oviforme* und sich nach RIECK von letzterm besonders dadurch unterschied, dass beim Zerfall des Protoplasmas zu den vier Sporen ein Theil desselben als Theilungsrestkörperchen übrig bleibt. Diese Art, die nach R. LEUCKART's Vorschlag die Bezeichnung *Coccidium perforans* erhalten hat, findet sich ausser beim Menschen im Epithelbelage des Verdauungstractus von Kälbern und Schafen, bisweilen auch beim Geflügel, wo sie eine seuchenartig auftretende, croupös-diphtheritische Enteritis hervorruft.

Eine weitere Coccidienart ist von RIVOLTA 1869 entdeckt und beschrieben worden, nämlich *Coccidium rivoltae* (in: Il Medic. veterin. 1869, V. 4, 2 u. 3). Diese Form ist bekanntlich Ursache der Geflügelgregarinose. RIVOLTA und SILVESTRINI beobachteten im Jahre 1872 in der Umgebung von Pisa eine unter den Hühnern grassirende Epizootie, die sie auf Psorospermien zurückgeführt haben. „Diese Gebilde haben genau die Gestalt wie die runden und eirunden Psorospermien der Kaninchen, nur sind sie etwas kleiner.“ KLOSS beschrieb bereits im Jahre 1855, „Ueber Parasiten in der Niere von Helix“ (in: Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt a. M., 1855, V. 1, p. 189 ff.) die von ihm entdeckte, in der Gartenschnecke lebende Form, die sich bei dieser in der Niere vorfindet. EIMER (Ueber die ei- oder kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbelthiere, Würzburg 1870) fand im Jahre 1870 im Darmcanal von Mäusen eine Coccidie, die *Eimeria*. Eine weitere Coccidienform, die im Magendarmcanal der Maus vorkommt, ist *Coccidium muris* SCHUBERG. Die ovale oder kuglige Gestalt zeigenden Formen sind bisweilen an einem Pole abgeflacht. Der Längendurchmesser schwankt zwischen 16 und 21 μ , die Breite von 11–17 μ . Die Cystenmembran ist deutlich doppelt contourirt und besitzt eine Dicke von etwa 0,8 μ . Die Mäuse zeigen deutliche Krankheitserscheinungen (Schwächezustände und Diarrhöen) und können an der Infection zu Grunde gehen. Näheres

über die Entwicklung dieser Coccidienformen bringt der biologische Theil der Arbeit.

Diesen bekanntern Coccidienarten stehen eine Menge gegenüber, die nur zum Theil und zwar sehr oberflächlich beschrieben sind. Vielleicht sind es nur Varietäten von *Coccidium oviforme*, mit dem manche in Form und Entwicklung viel Aehnlichkeit haben.

So findet sich nach v. WASIELEWSKI (Sporozoenkunde, 1896) *Coccidium zürni* RIVOLTA im Darm von Kälbern und Schweinen.

Coccidium bigeminum STILES findet sich im Darm von Hund und Iltis.

Coccidium sp. inc. RIVOLTA-GRASSI lebt im Darm der Katze.

Eine besondere Form von *Coccidium* fand auch LEUCKART im Darm von Meerschweinchen und Maulwürfen. Auch finden sich Coccidien bei Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen. In den sogenannten Geflügelpocken wurden bekanntlich von BOLLINGER (in: Tageblatt Versamml. d. Naturf. Aerzte, 1874) und andern Coccidien nachgewiesen. Als Ursache einer in den Schwyzer Cantonen Luzern und Bern, vorzugsweise bei jungen Rindern und zwar bei Stallvieh vorkommenden, seuchenartig auftretenden Krankheit haben ZSCHOKKE und HESS (in: Schweiz. Arch. Thierheilkunde 1892 u. 1893) Coccidienformen beschrieben, die sich im Epithel „der höckerigen oder in Längsfalten gelegten Dickdarmschleimhaut“ der erkrankten Thiere befanden. Es waren kreisrunde und ovale Coccidien von 0,01—0,22 mm Durchmesser. Sie sind homogen, stark lichtbrechend und doppelt contourirt. Nach Färbung mit Anilinfarben sind Kerne nachweisbar, die bis dreimal so gross sind als die Epithelzellen.“ ZSCHOKKE's Befunde sind durch HESS und GUILLEBEAU bestätigt worden. GUILLEBEAU ist der Ansicht, dass das Coccidium der genannten Krankheit, die unter dem Namen „rothe Ruhr des Rindes“ (Dysenteria haemorrhagica coccidiosa) bekannt ist, zu der Art *Coccidium oviforme* gehöre.

Von JOHNE wurden in der Leber eines Schweines cystenartige Hohlräume gefunden, in denen er Coccidien nachweisen konnte. OSTER-TAG hat diese von JOHNE beschriebenen Veränderungen in der Schweineleber ziemlich häufig gefunden und bestätigt die von JOHNE hierüber gemachten Angaben. Diese Mittheilungen sind in so fern von Interesse, als sie eine bis dahin unbekannte Coccidieninfection beim Schwein in der Leber behandeln. Bekanntlich findet sich *Coccidium zürni* RIVOLTA im Darm des Schweins. Da ich im Laufe meiner Erörterungen, die sich ja ebenfalls auf eine Coccidienart beim Schwein in erster Linie erstrecken, mehrfach des Vergleichs wegen auf beide

Formen zu sprechen komme, glaube ich zum bessern Verständniss die JOHNE'schen Mittheilungen über seine in der Schweineleber entdeckte Form zunächst folgen lassen zu müssen, während ich ZÜRN's Mittheilungen über die von ihm im Darm des Schweins entdeckte Form später kurz erläutern will.

JOHNE schreibt in dem „Bericht über das Veterinärwesen im Königreich Sachsen für das Jahr 1891“, p. 60 und 61 Folgendes: „Cystoide Degeneration einer Schweineleber durch *Coccidium oviforme*: Trichinenschauer NEUMANN-Dresden überbrachte ein etwa zwei Hände grosses, durchschnittlich 4—5 cm dickes, rundlich-viereckiges Leberstück, welches angeblich am obern Rande einer im übrigen vollständig gesunden Schweinsleber gegessen und von derselben abgeschnitten sein soll. Oberfläche glatt, glänzend, durch fluctuirende, cystenartige, meist rundliche Einlagerungen von Haselnuss- bis Apfelgrösse, uneben, höckerig, Ränder abgerundet. Einzelne dieser im Parenchym eingelagerten Cysten scheinen, wie die Palpation ergibt, mit einander in Verbindung zu stehen. Leberparenchym stark atrophirt, interlobuläres Bindegewebe gewuchert. Inhalt der Cysten eine milch-caffeeartige, dicklich schleimige, wenig riechende Flüssigkeit, welche ausser vielen lymphoiden, zum Theil verfetteten Zellen, Eiterkörperchen und Körnchenkugeln vereinzelte Exemplare von eiförmigen Psorospermien enthält. In Präparaten von 1 qcm Fläche finden sich deren durchschnittlich 4—5, welche eine Grösse von 0,1188 mm Länge, 0,0684 mm Breite, eine scharf doppelt contourirte Wand von 0,0018 mm Dicke besitzen und am untern, etwas verjüngten Ende die charakteristische, mikropylenartige Abstützung deutlich erkennen lassen. Inhalt gleichmässig vertheilt, feinkörnig, hier und da mit starken, lichtbrechenden, fettropfenartigen Gebilden durchsetzt. Wände der Cysten, welche auf der Schnittfläche buchtige, mannigfach communicirende Hohlräume bilden, stellen sich bei näherer mikroskopischer Untersuchung als die in ihren Wandungen stark verdickten Gallengänge dar, die kleinern zeigen noch stellenweise ein typisches Cylinderepithel, dazwischen vielfach Becherzellen, an andern Stellen ist dasselbe verloren gegangen. In den grössern Cysten erscheint das Epithel flacher, ebenfalls vielfach defect. Ueberall ist die Wandung kleinzellig infiltrirt, die bindegewebige Adventitia stark gewuchert.“ JOHNE schliesst: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Process, eine eitrige Entzündung der Gallenwege mit cystoider Degeneration der letztern, durch die beschriebenen, im eitrigen Inhalt suspendirten, coccidienartigen Gebilde hervorgerufen worden ist und ein Analogon der in

der Kaninchenleber ja häufig genug vorkommenden Psorospermien-erkrankung bildet. Ob es sich hierbei um die bei der letztgenannten Thiergattung vorkommende Form des *Coccidium oviforme* LEUCKART oder um eine selbständige Species der Gattung *Coccidium* handelt, bleibt zweifelhaft. Die genannte Species ist wenigstens wesentlich kleiner (0,033—0,037 mm Länge, 0,015—0,02 mm Breite) als die vorgefundene Form. Ueber die ZÜRN'sche Form finden sich nähere Angaben in dessen im Jahre 1878 erschienenen Arbeit: „Die kugel- und eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Hausthieren.“ p. 21 dieses Vortrages ist angegeben, dass Bezirkssthierarzt PRÖGER in Borna dem Verfasser Darmtheile von Kälbern, die unerheblich stark gewesen waren, zur Untersuchung zugeschickt hatte. ZÜRN fand bei einem daraufhin getödteten Kalb Coccidiose (damals Gregarinoase genannt) des Darms, der Mesenterialdrüsen u. s. w. p. 23 desselben Vortrages sagt nun ZÜRN weiter: „Vor kurzem bekam ich auch den Magen und Darm eines, einer Darmentzündung erlegenen Ferkels, welches von einem Gute stammte, in welchem hintereinander eine ganze Anzahl junger Schweine gestorben waren, zur Untersuchung zugeschickt. Im Darminhalt fand ich eingekapselte Psorospermien. Der Darm selbst war jedoch durch vorgeschrittene Fäulniss so zerfetzt, dass ich nicht mit Bestimmtheit eruiren konnte, ob die Enteritis des Ferkels durch Gregarinen hervorgerufen war.“ — v. WASIELEWSKI nannte nun diese im Magen und Darm von Kälbern und Schweinen vorkommenden Coccidienformen, die ZÜRN jedoch gar nicht näher beschrieben hat, *Coccidium zürni*, RIVOLTA folgend.

Im October 1895 erschien in der OSTERTAG'schen Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene eine kurze Arbeit von OLT, betitelt: „Ueber die Entstehung des sogenannten Schrotausschlages beim Schwein.“ OLT kam bei seinen Untersuchungen zu dem Schluss, dass der sogenannte Schrotausschlag beim Schwein als eine zooparasitäre Hautaffection, als eine Coccidiose der Knäueldrüsen anzusehen sei, hervorgerufen durch das Eindringen einer bis dahin unbekannten Coccidienart in das Epithel der Knäueldrüsen. Eine ausführliche Arbeit stellte der Autor damals im Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierheilkunde in Aussicht. Die Arbeit ist auch inzwischen in der genannten Zeitschrift, V. 22, Heft 6, 1896 erschienen und betitelt: „Der Schrotausschlag des Schweines“. Obwohl die Arbeit OLT's eine sehr genaue ist, die in eingehender Weise den pathologisch-anatomischen Befund in den Schweissdrüsen der an Schrotausschlag leidenden Thiere schildert und eine ziemlich eingehende Beschreibung der von ihm ent-

deckten und mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegten Form liefert, lässt Verfasser dennoch eine Menge von Fragen offen. OLT beschreibt im Wesentlichen die morphologischen Verhältnisse seines Parasiten, während er die Biologie und den Vergleich mit andern Formen weitem Untersuchungen überlässt.

Wie schon Eingangs erwähnt, habe ich mich auf Veranlassung des Entdeckers von *Coccidium fuscum* eingehend mit dem Schrotausschlag des Schweines und seinem Erreger beschäftigt und glaube durch meine Untersuchungen manche interessante Frage beantwortet oder doch der Beantwortung näher gebracht zu haben.

Ausser einer genauen Beschreibung resp. Vervollständigung der Morphologie habe ich besonders den biologischen Verhältnissen unseres Parasiten meine Aufmerksamkeit zugewendet. Auch habe ich Vergleiche zwischen ihm und den übrigen bekanntern Formen, so dem Erreger der Kaninchengregarinosis, gezogen. Endlich habe ich versucht zu erklären, ob irgend welcher Zusammenhang zwischen *Coccidium fuscum* und den von JOHNE und OSTERTAG in der Leber, resp. von ZÜRN im Darm des Schweins entdeckten Formen besteht. Ich werde in dem morphologischen Theil der Arbeit nur die verschiedenen Formen unseres Parasiten beschreiben, die mir bei meinen Untersuchungen zu Gesicht gekommen sind.

Den Zusammenhang dieser einzelnen Formen unter einander, ihre Entstehung und Entwicklung sowie ihre Lebensweise sucht der biologische und entwicklungsgeschichtliche Theil der Arbeit zu erklären.

Morphologie.

Beim Beginn meiner Untersuchungen richtete ich meine Aufmerksamkeit zunächst auf eine genaue Prüfung des Cysteninhalts von an Schrotausschlag erkrankten Schweinen, galt es doch zuerst die Frage zu beantworten: Sind in den Knäueldrüsen der an Schrotausschlag leidenden Schweine Parasiten nachweisbar, die OLT mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegte und als Erreger genannten Leidens ansieht? Ich will erwähnen, dass ich zu meinen Untersuchungen vorerst den Blaseninhalt von geschlachteten und abgebrühten Schweinen benutzte, weil das Material leichter zu beschaffen war als das von lebenden Thieren. Doch es gelang mir auch das Material von lebenden Thieren zu erhalten und zu untersuchen, auf welche Weise ich zufällig dazu kam, werde ich später beschreiben.

Untersuchungstechnik. Die Untersuchungen wurden gemacht mittels eines LEITZ'schen Mikroskops. Schon bei 110facher

Vergrößerung (Oc. 3, Obj. 4, Tubuslänge 160 mm) lassen sich die Veränderungen in den Knäueldrüsen wahrnehmen, resp. kann man die Cystchen auf ihren Inhalt prüfen. Besser waren die Veränderungen bei stärkern Vergrößerungen wahrzunehmen (Oc. 3, Obj. 7, Tubuslänge 160 mm, Vergrößerung 480fach). Für die Studien der Einzelheiten des Zellparasitismus war der Gebrauch eines Oel-Immersions-systems unerlässlich (Oc. 3, Oel-Imm. $\frac{1}{12}$, Tubuslänge 170 mm, Vergrößerung 700fach, bei Oc. 5, Oel-Imm. $\frac{1}{12}$, Tubuslänge 170 mm, Vergrößerung 1200fach).

Die ersten Bläschen untersuchte ich im Deckglaspräparat zunächst bei schwacher, dann bei starker Vergrößerung. Ich setzte hierbei etwas Wasser oder physiologische Kochsalzlösung zu. Doch erst bei starker Vergrößerung sind die Parasiten als solche zu erkennen, es bietet aber die Untersuchung dem Ungeübten einige Schwierigkeiten, es sei denn, dass er lebende Parasiten als Untersuchungsobject vor sich hat, da hier durch die amöboide Bewegung die nackten Formen leichter zu finden sind. Bei Zusatz von Wasser werden lebende Parasiten rasch zerstört. Es empfiehlt sich überhaupt bei Untersuchungen von lebendem Material das Präparat vorsichtig mit einem Deckglas zu bedecken, nachdem man zuvor durch Wachsfüsschen, einen Glassplitter oder einen andern Fremdkörper verhindert hat, dass die Schmarotzer oder ihre Cysten gequetscht werden. Um die mitausgedrückte Flüssigkeit nicht so leicht verdunsten zu lassen, empfiehlt es sich, das Deckglas mit einem Lackring zu umgeben. Sehr zu empfehlen ist es auch, den Inhalt der Hautcysten im hängenden Tropfen zu untersuchen, wobei ebenfalls, um Verdunsten zu verhindern, Paraffinsalbe um den Rand des Deckgläschens gestrichen wurde. Wurde nun der Objectträger, resp. Objecttisch gelinde erwärmt, so sah man unter dem Mikroskop besonders gut die amöboiden Bewegungen der Parasiten; durch ihre braune Eigenfarbe waren ihre Formen leicht zu entziffern. Die amöboide Bewegung der Parasiten sah man besonders gut an solchen Präparaten, zu denen lebende Schweine das Material abgaben. Auch Färben im hängenden Tropfen wurde vorgenommen mittels Safraninlösung ($\frac{1}{4}$ Theil Safranin, 100 Theile aq. dest.) Beim Zufügen einer Spur dieser Lösung färben sich die Parasiten, jedoch erst beim Absterben; so lassen sich leicht lebende von todtten Formen unterscheiden. Beschalte Formen nehmen bei Zusatz dieser wässrigen Safraninlösung eine violette Färbung an. Bei der Anfertigung von Schnittserien verfuhr ich nach den Angaben Olt's. Dabei wurden die Hautstücke zunächst etwa 3 Tage in absoluten Alkohol gelegt,

und zwar frische Hautstücke, nicht conservirte. Die Stücke kamen in 80-proc. Alkohol, 40-proc. Alkohol, dann in Wasser und schliesslich in Boraxkarminlösung, woraus sie nach etwa 5—7 Tagen entfernt wurden, um in salzsaurem Alkohol ausgewaschen zu werden (etwa 2 Tage lang). Einbetten nach vorhergegangener Entwässerung mittels Toluol-Nelkenölmischung (1 : 3) in Paraffin. Die Färbung geschieht auch sehr schön mit Hämatoxylin-Eosin und bei mit Karmin gefärbten Stücken durch Nachfärben mit wässriger Methylviolettlösung (OLT). Hautstücke, welche längere Zeit in Alkohol aufbewahrt worden waren, eignen sich zu all den beschriebenen Untersuchungen nicht, weil sie hornartig hart sind und deshalb keine brauchbaren Schnitte liefern, auch haben die Parasiten ihre Formen fast gänzlich verloren. In den meisten Fällen haben wohl auch diejenigen, die den Schrotausschlag des Schweines untersucht und beschrieben, dabei die nun zu schildernden Coccidienformen aber nicht fanden, zu ihren Untersuchungen Material benützt, das zu lange in Alkohol gelegen hatte. Gelingt es einem nicht, bei lebenden Thieren das Material zu erhalten, so muss man an Hautstücken von frisch geschlachteten und gebrühten Schweinen studiren. Ich habe auf die verschiedensten von mir angeführten Methoden eine Menge von Bläschen untersucht und überall den von OLT entdeckten Parasiten nachgewiesen. Auch versuchte ich mittels Schnittserien die Veränderungen, die der Parasit in den Knäueldrüsen hervorruft, zu untersuchen. Lassen wir nun die Resultate der Untersuchungen und eine kurze Beschreibung der morphologischen Verhältnisse von *Coccidium fuscum*, wie sie theils durch OLT's Untersuchungen schon bekannt waren, theils durch die meinigen gefördert wurden, folgen: *Coccidium fuscum* findet sich beim Schweine in den von den Knäueldrüsen (Schweissdrüsen) ausgehenden Veränderungen der Haut, die allgemein unter dem Namen Schrotausschlag bekannt sind; während ZSCHOKKE diese Bildungen als kleine Hauthöhlen auffasste, die mit Epidermiszellen ausgekleidet sind und als ursächlichen Factor dieser Bildungen einen Coccus ansieht, OSTERTAG die Krankheit als multiple Dermoidcysten ebenso wie JOHNE betrachtet, KITZ als Epidermischistocysten oder Atherome und LUNGERSHAUSEN sie als Hypotrichosis localis cystica auffasst, glaube ich nach meinen Untersuchungen OLT's Ansicht beipflichten zu müssen, der die Krankheit als eine Coccidiose der Knäueldrüsen (*Spiradenitis coccidiosa suis*) bezeichnet und als Erreger den nun näher zu beschreibenden Parasiten ansieht.

Bau des Parasiten. Was zunächst die Form unserer Schmarotzer anbelangt, so müssen wir die jugendlichen, nackten Formen von

den völlig entwickelten, mit Schalen umgebenen Exemplaren wohl unterscheiden. Betrachten wir zunächst die erstern. Der Bau dieser Schmarotzer ist sehr einfach. Die allerjüngsten Veränderungen nehmen wir in den Epithelien der Schweissdrüsen wahr, wo sie kleinste braune, granulirt erscheinende Plasmaklumpchen darstellen, die deutlich als Zelleinschüsse erkannt werden (Fig. 1 u. 2). Diese braunen Pünktchen liegen an irgend einer Stelle in der Epithelzelle, oft auch an Stelle des Zellkernes, den sie dann aus seiner Lage verdrängt haben. Sie haben entweder die Grösse des Zellkerns oder sind etwas grösser als dieser. Mitunter finden sich mehrere Plasmaklumpchen in einer Epithelzelle (Fig. 2 b). Die Zelleinschüsse unterscheiden sich abgesehen von der braunen Farbe durch die eigenthümliche feinkörnige Beschaffenheit von den Zellkernen der Epithelien. Wenn diese Zelleinschüsse auch bei gewöhnlichen Untersuchungen nicht wahrgenommen werden, so können sie einem doch schwerlich bei gefärbten Präparaten entgehen. Nimmt man z. B. Färbung mit Hämatoxylin vor, so bleiben die Parasiten braun, während sich die Zellkerne in den Epithelien der Knäueldrüsen intensiv blau färben. Schon bei schwacher Vergrösserung (110fach) lassen sich dann diese braunen Pünktchen gut erkennen, die sich deutlich von den blau gefärbten Kernen in den Epithelien abheben (Fig. 1 u. 4). „Zuweilen sind feinste braune Körnchen in der ganzen Zelle vertheilt, andere Male sind die Körnchen so dicht zusammengelagert, dass sie einen scharf begrenzten Ballen bilden, an dem eine feine Begrenzung nachzuweisen ist“ (OLT). Haben die Keime in den Epithelien der Knäueldrüsen die Grösse von etwa 5—10 μ erlangt, dann stellen sie einen leicht granulirten rundlichen Protoplasmahaufen dar, der einen ziemlich grossen, blasenartigen Kern mit Kernkörperchen enthält und sich wegen seiner braunen Eigenfarbe von der Epithelzelle deutlich abhebt. Mitunter ist es gerade bei diesen nackten Coccidienformen sehr schwierig, ja geradezu unmöglich, den Kern nachzuweisen, weil er gewöhnlich durch zu reichliche Körnchenansammlung im Protoplasma verdeckt ist. Der Kern liegt in der Mitte, bisweilen auch etwas verschoben oder wandständig. Er kann bis zu $\frac{1}{3}$ und mehr der Grösse der Zelle einnehmen. Der Kern stellt eine mit deutlicher Membran versehene Blase dar. Mitunter scheint auch diesem Kern eine eigentliche Hüllmembran zu fehlen. Im Innern des mit „Kernsaft“ erfüllten Kernes können wir ein kleines, nucleolusartiges Körperchen nachweisen, das dunkel erscheint und rund oder länglichrund ist (Fig. 5). Das Protoplasma hat bei den Jugendformen ein fein granulirt, mitunter homogenes Aussehen. Bei

in der Entwicklung vorgeschrittenern Formen finden wir zahlreiche darin suspendirte Körnchenbildungen, die dieses homogene Aussehen ganz oder theilweise verdecken. Eine eigentliche Umhüllungsmembran (Zellmembran) fehlt diesen Jugendformen. Es ist dieselbe wohl auch entbehrlich, da der ganze Lebensvorgang der jugendlichen Schmarotzer ja intracellulär vor sich geht. Bei ältern Formen, wo wir eine Hülle scheinbar wahrzunehmen glauben, scheint dies nur eine besondere äussere Schicht des Protoplasmas zu sein, die sich von der innern Schicht etwas abhebt (Fig. 8).

Um alle diese Einzelheiten jugendlicher Parasitenformen zu studiren, empfiehlt es sich Quetschpräparate von frisch erkrankten Schweissdrüsen zu machen. Zusatz von etwas Glycerin. Um sicher zu sein, dass die beschriebenen kleinen Plasmaklumpchen auch in der That Parasiten und nicht etwa Zellkerne sind, empfiehlt es sich, wie schon erwähnt, Stückfärbung vorzunehmen mit Boraxkarmin oder Hämatoxylin. So stellt z. B. Fig. 3 mit Hämatoxylin gefärbte Schnitte dar, bei denen besonders an einem Bläschen die Epithelien von der Fläche schön zu sehen sind. Fig. 4, ebenfalls mit Hämatoxylin gefärbt, zeigt die Parasiten im Epithel braun, die Zellkerne dagegen sind blau gefärbt. Fig. 6 und 8 stellen einen mit Boraxkarmin gefärbten Schnitt dar. Das Lumen des Drüsen Schlauchs ist erweitert und mit einer Masse gefüllt, die eine quittengelbe Färbung zeigt. Diese gelbe Farbe hebt sich in Schnitten von der umgebenden, intensiv rothen Farbe deutlich ab. Im Drüsenlumen finden sich braun gefärbte Coccidien. Es ist zwar Regel, dass sich nur ein Parasit in einer Epithelzelle vorfindet, mitunter finden sich aber, wie schon erwähnt, 3 und mehr, die deutlich von einander zu unterscheiden sind.

Das nächste Stadium der nackten Coccidien ist eine etwas grössere runde Protoplasmakugel, die eine Grösse von 10–15 μ besitzt, mit einer Hüllmembran versehen erscheint und so stark gekörnt ist, dass der Kern des Parasiten nicht zu entdecken ist. Diese Formen zeigen dann die charakteristischen amöboiden Bewegungen, d. h. sie senden nach Art der Amöben nach verschiedenen Richtungen Pseudopodien aus, mittels deren sie Eigenbewegungen machen (Fig. 5). Selbstredend können diese Bewegungen am besten wahrgenommen werden an solchen Formen, die durch Bersten der Hüllmembran die Epithelien in das freie Drüsenlumen gelangt sind. Wenn auch die rundliche Form der nackten Parasiten die am häufigsten vorkommende ist, so sind doch auch länglich runde, birnen- und sternförmige Formen durchaus nicht selten. Weitere Stadien der nackten Formen erreichen dann eine

Grösse von etwa 20 μ . Sie unterscheiden sich, abgesehen von ihrer Grösse, durch keine besondern Merkmale von den zuletzt beschriebenen Formen.

OLT schreibt in seiner Arbeit, p. 27, wie folgt: „Bei manchen Parasiten ist der Zelleib vollständig abgerundet und der Kern so vergrössert, dass er einen runden Ballen darstellt und fast den ganzen Bestandtheil der Zelle ausmacht. Der Kern ist auch von einer Kapsel umgeben und enthält im Innern meist 8 sporenartige, ovoide Körperchen. Diese Körperchen liegen gewöhnlich mit ihrer Längsaxe in einer und derselben Richtung, sind sehr scharf begrenzt, stark lichtbrechend und besitzen zwei deutliche Pünktchen in der Nähe der Pole. Sie werden auch frei in dem flüssigen Inhalt der Bläschen gefunden und sind zweifellos als die Producte eines Sporulationsvorganges, der in der Zelle abgelaufen ist, anzusehen“.

Diese Parasitenform konnte ich bei meinen Untersuchungen auch finden. Wenn OLT schreibt: „Der Kern ist auch von einer Kapsel umgeben, und enthält im Innern meist 8 sporenartige, ovoide Körperchen“, so ist dies wohl doch nicht richtig, da der Kern keine Sporen enthalten kann. Es theilt sich vielmehr die nackte Coccidie ohne vorausgegangene Kapselbildung, ähnlich wie dies R. PFEIFFER bei andern Formen, besonders bei *Coccidium oviforme*, beschrieben hat, in mehrere Sicheln. Ich komme später auf diese Formen zurück.

Betrachten wir nun die unter dem Namen „eingekapselte“ Coccidien bekannten Formen. Die eingekapselten, mit Schalen umgebenen Exemplare von *Coccidium fuscum* sind eiförmige, länglich runde Körperchen. Die längere Axe derselben beträgt 34—41,6 μ , die kürzere etwa 21—27 μ ; sie sind also etwas breiter und in der Regel auch etwas länger als *Coccidium oviforme*, das bekanntlich 33—37 μ Länge und 15—20 μ Breite besitzt. Sowohl in der Länge als auch in der Breite weicht es bedeutend von der Form, die JOHNE in der Leber des Schweines gefunden, ab, denn der Autor giebt die Länge seines Parasiten zu 0,1188 mm, die Breite zu 0,0634 mm an, also ist *Coccidium fuscum* sowohl beträchtlich kürzer als auch schmaler wie die JOHNE'sche Form. Die eingekapselten Formen sind ferner mit einer dicken, glatten Schale umgeben, die nach meinen Messungen eine Dicke von 1,60—2,24 μ hat. Die chemische Zusammensetzung dieser Schale ist mir unbekannt. Gegen äussere Einflüsse ist dieselbe sehr widerstandsfähig, und es hatten Kalilauge, Salzsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure, mit denen ich Versuche machte, auf dieselbe keine Einwirkung. (JOHNE giebt bei seiner Form die Dicke der Schale zu

1,8 μ an, also ist bei unserer Form die Schale theils dünner, theils dicker als bei der JOHNE'schen Form.)

Bei an verschiedenen beschalteten Formen vorgenommenen Messungen habe ich folgende Maasse feststellen können:

(Die Messungen wurden vorgenommen mit einem ZEISS'schen Mikroskop, Oc. 3, Obj. F, Ocularmikrometer)

Längere Axe	Kürzere Axe	Schalendicke
40,0 μ	24,0 μ	2,24 μ
41,60 „	27,20 „	1,92 „
34,40 „	22,72 „	1,60 „
35,20 „	24,80 „	1,60 „
40,0 „	22,40 „	2,08 „
40,0 „	24,0 „	1,60 „

Nur in ganz seltenen Fällen fand ich, dass das eine und zwar stärker verjüngte Ende dieser beschalteten Coccidienformen abgeflacht war, eine Oeffnung (sogennante Mikropyle) war nachweisbar. Wo dieselbe vorhanden, hatte sie einen Durchmesser von 11,2—16,8 μ . Bei 8 von mir vorgenommenen Messungen (ZEISS, Oc. 3, Obj. F) fand ich: 14,4, 14,4, 16,0, 14,4, 16,0, 11,2, 13,6 und 16,8 μ . Die Mikropylenweite ist viel grösser als bei *Coccidium oviforme*, wie die Fig. 9 f zeigt. Gerade bei unserer Form trifft bezüglich der Mikropyle der Vergleich, den LEUCKART bei *Coccidium oviforme* erwähnt (Deckel von *Distomum*-Eiern) zu (Fig. 9 c, e, f). Auf das Zustandekommen dieser Mikropyle will ich hier nicht eingehen. Der körnige Inhalt der Schale ist gewöhnlich gleichmässig durch den ganzen Innenraum vertheilt, und die uns zu Gesicht kommenden Formen zeigen einen wasserklaren, stark lichtbrechenden Plasmaleib, hierbei finden sich oft die Formen, bei denen die längere Axe um nicht sehr viel die kürzere Axe übertrifft und die in Folge dessen eine mehr kuglige Beschaffenheit zeigen, wie in Fig. 9 a angedeutet ist. Bei denjenigen Formen, bei denen die Schale verhältnissmässig dünn ist, sind die Formen selbst schlanker, nicht so bauchig. Dies geht aus den oben von mir angegebenen Messungen sehr deutlich hervor (z. B. längere Axe 34,40 μ , kürzere Axe 22,72 μ , Schalendicke 1,60 μ). Ob die zuletzt genannten Parasiten solche sind, die noch in der Entwicklung stehen, ob sie aus der schlanken in die bauchige Form übergehen oder ob sie bereits die Reife erlangt haben, die Frage muss ich hier offen lassen. Ausser den Formen mit wasserklarem, stark lichtbrechendem Plasmaleib finden sich dann weitere Parasiten, deren Plasmaleib dunkelbraun bis schwarz erscheint (Fig. 9 c und d).

Ich erwähnte schon früher, dass die Coccidien sich mit wässriger Safraninlösung (1 : 4) beim Absterben roth färben, beschaltete Formen gehen in Violett über. Während nun bei den beschalteten Formen, die ich beschrieben, besonders bei denen mit klarem Plasmaleib, ein Kern oft schwer oder überhaupt nicht zu finden ist, gelang es mir besonders bei lebenden Formen, die mit Safraninlösung behandelt worden waren, einen Kern als sporenähnliches, fast kugelförmiges Körperchen in dem klaren Plasmaleibe gut zu erkennen. Bekanntlich hat LEUCKART bei *Coccidium oviforme* einen wirklichen Kern nie finden können; Coccidien, die eine mehr oder minder beträchtliche Menge größerer Kerne besaßen, hielt er für abgestorbene Formen. Dass man bei *Coccidium fuscum* den Kern in der Regel bei den beschalteten Formen nicht findet, kommt vor Allem daher, dass die dunkle Färbung des Plasmas denselben verdeckt. Es ist ja der Kern vor der Sporulation ohnedies schwer nachweisbar. Da, wo ich den Kern bei beschalteten Formen fand, lag er in der Regel central, mitunter auch excentrisch oder wandständig; mehr als einen Kern fand ich bei allen mir zu Gesicht gekommenen Parasiten nicht.

Bei reifen Coccidien, und das sind diejenigen, bei denen der Plasmaleib ganz dunkelbraun bis schwarz gefärbt ist, folgt nun eine Reihe von Veränderungen im Plasma, die zur Ausbildung der Dauersporen führt. Die Kerntheilungsvorgänge lassen sich jedoch wegen der dunklen Farbe des Plasmas in den Dauercysten nicht verfolgen. Es finden sich zwar relativ häufig Formen, bei denen das Protoplasma zerfallen ist und sich der innern Fläche der Cystenhülle anlegt in dem freien Drüsenlumen resp. den Hautcysten (Fig. 9g, h). Im Allgemeinen muss jedoch angenommen werden, dass die Weiterentwicklung der Dauercysten zu Sporen von diesem Entwicklungsstadium an nicht mehr im Wirthsthier, sondern in der Aussenwelt stattfindet. Allerdings finden sich auch in den Hautcysten bisweilen Sporen, die Weiterentwicklung der Sporen in Sichelkeime findet dagegen immer ausserhalb des Wirthsthieres statt. Die Dauercysten zerfallen in 16 Sporen, die manchmal theilweise oder gänzlich entleert sind. Mitunter finden sich dieselben noch fest an einander gekittet, wie es Fig. 10a darstellt, mitunter finden sich auch nur noch einzelne Sporen zusammenhängend oder sie sind völlig isolirt (Fig. 10b, c u. d). Die Sporen scheinen durch Platzen der Hülle frei zu werden, wie man denn auch die allerverschiedensten Modificationen von Continuitätstrennungen bei Dauercysten, die ihre Sporen entleert haben, wahrnehmen kann. Die Sporen, oder auch Sporoblasten genannt, nehmen

die ganze Protoplasamasse in sich auf, ein kleiner, nicht verbrauchter Theil des Cysteninhalts, ein sogenannter Restkörper, bleibt nicht übrig. Die Form der Sporen ist in der Regel der der Dauercysten ähnlich, jedoch viel kleiner, die längere Axe ist in der Regel doppelt so lang wie die kürzere, die Gestalt ist länglich rund, bisweilen aber auch kuglig, eiförmig, ellipsoid oder bohnenförmig. Durch den gegenseitigen Druck der Sporen an einander kommen zwischen diesen erwähnten Gestalten die verschiedensten Uebergangsformen vor. Die Sporen sind mit einer festen Hülle umgeben, die Wand, die auf der Oberfläche glatt und eben ist, ist sehr widerstandsfähig. Das Plasma der Sporen erscheint gewöhnlich hyalin oder ganz fein granulirt. In ersterm Fall kann man einen Zellkern nicht erkennen, in letzterm Fall findet sich der bläschenförmige Kern in der Mitte der Spore. Weitere Differenzirungen konnte ich bei meinen Untersuchungen in den Hautcysten nicht finden. In dem zuletzt beschriebenen Zustande verlassen vielmehr die Sporen die Hautcysten des Schweins und machen ihre Weiterentwicklung ausserhalb des Wirthsthiers durch und zerfallen hier in Sichelkeime, wenn sie nicht, wie bereits oben schon erwähnt, die Hautcysten schon früher, d. h. bevor sie aus den beschaltten Coccidien ausgetreten sind, verlassen haben. Es gelang mir nur in einem Falle, die Bildung der Sichelkeime aus den Sporen zu beobachten, und es können deshalb die von mir zu erwähnenden hierauf bezüglichen Mittheilungen auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen. Das Protoplasma der Spore zerfiel in zwei sichelförmige Körper (Sichelkeime), die mit ihren Concavitäten einen Restkörper umgaben, wie das Fig. 10f zeigt. Diese Sichelkeime waren Gebilde von länglicher Gestalt mit schwacher, bogenförmiger Krümmung. Das Plasma erschien hyalin, und in der Mitte des Keimes lag der Kern. Die Bildung der Sichelkeime erinnert sehr an diejenige, wie sie SCHNEIDER bezüglich der Sporen von *Coccidium proprium* aus dem Darmepithel von Tritonen beschrieben hat.

Ich muss nun auf eine andere Form der Parasiten zu sprechen kommen, die sich ebenfalls im freien Drüsenlumen der Hautcysten vorfindet. Bei manchen Parasiten wird nämlich die vollkommen glatte Eiform nicht erreicht, der Zelleib ist völlig abgerundet, die Hüllhaut ist nur einfach contourirt, eine Schale ist bei diesen Formen nicht ausgebildet. Der Plasmaleib ist dunkelbraun oder schwarz (Fig. 11a). Durch die dunkle Färbung des Plasmas ist der Zellkern verdeckt und können die weitem Differenzirungen nicht constatirt werden. Ich will noch erwähnen, dass die Grösse dieser Parasiten in beiden Axen

etwa 20–25 μ beträgt. Des Weiteren finden sich dann Formen, die als weitere Entwicklungsstadien der soeben beschriebenen anzusehen sind und wie sie die Fig. 11 b darstellt. Durch Theilung des Kerns entstehen 8 Tochterkerne. „Um diese Tochterkerne gruppirt sich der Plasmainhalt zu ebenso viel Tochterzellen, die dann als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste durchscheinen. Diese Tochterkugeln strecken sich und gehen unmittelbar in die Sichelkeime über“, wie sie auch für unsere Form bereits von OLT beschrieben worden waren (Fig. 11 c, d, e, f).

OLT hielt die von ihm gesehenen Gebilde, wenn er sich auch über deren Entstehung nicht recht klar war, für dieselben, wie sie R. PFEIFFER bei *Coccidium oviforme* zuerst beobachtet und beschrieben hat und die von ihm als endogene Sporulation bezeichnet worden ist. Das Weitere über diese Gebilde findet sich im entwicklungsgeschichtlichen Theil der Arbeit. Auffallend erscheint mir nur die Thatsache, dass von den soeben geschilderten Formen diejenige, die Fig. 11 b zeigt, sobald sie aus dem Hautcystchen entnommen wird, ihre Gestalt bis zur Unkenntlichkeit verliert.

Mitunter finden sich Parasitenformen, die kaum die Grösse von 15–20 μ erreichen, die Hüllhaut ist ebenfalls nur einfach contourirt, die vollkommen glatte Eiform wird auch hierbei nicht erreicht. Der bläschenförmige Kern liegt central oder excentrisch und ist von einer Protoplasmamasse umgeben, die sich mit Safraninlösung weniger stark färbt als die peripherische Schicht des Coccidiums (Fig. 12 a). Die Kerntheilungsvorgänge lassen sich wegen der starken Granulation auch hier schlecht verfolgen. Durch Theilung des Kerns entstehen Tochterkerne, um die sich ebenfalls wieder die Plasmamasse gruppirt. Die Zahl der so entstandenen Tochterzellen, die als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste hindurchscheinen, ist bedeutend grösser als die bei den oben erwähnten Formen (Fig. 12 b).

Die weitere Entwicklung dieser Coccidienformen behandelt ebenfalls der entwicklungsgeschichtliche Theil der Arbeit.

Farbe der Parasiten. Als charakteristisches Zeichen für *Coccidium fuscum* kann hervorgehoben werden, dass die Farbe unseres Parasiten sowohl in seinen Jugendstadien als auch nach vollendeter Reife braun ist. Allerdings kommen auch Entwicklungszustände vor, bei denen, wie wir gesehen, diese Farbe schwarzbraun bis tief schwarz wird. Die meisten bereits bekannten Coccidien-Formen sind weiss, grau bis schwarz, selten leicht grün oder gelblich gefärbt. OLT be-

zeichnete wegen der braunen Eigenfarbe die von ihm entdeckte Parasitenform *Coccidium fuscum*.

Dies waren die wichtigsten Merkmale, die uns in Bezug auf die Untersuchungstechnik beim Nachweis unserer Parasiten, auf Gestalt und Bau derselben interessirten. Lassen wir nun einzelne interessante Mittheilungen aus der Biologie und Entwicklungsgeschichte dieser Schmarotzer folgen.

Biologie und Entwicklungsgeschichte.

Was die Lebensgeschichte und Entwicklung von *Coccidium fuscum* anbelangt, so ist es, wie überhaupt bei Untersuchungen der biologischen Verhältnisse von Protozoen, nicht leicht, den sehr complicirten Lebenslauf des Parasiten zu verfolgen, besonders im gegebenen Fall, da, wie schon eingehend erläutert, lebendes Material nur sehr schwer zu beschaffen ist. Es ist deshalb nöthig, einzelne Stufen der Lebensgeschichte und Entwicklung der betreffenden Form, die sich häufiger und leichter vorfinden und besonders charakteristisch sind, zusammenzustellen, die Lücken müssen, so weit es geht, durch das Experiment, durch Uebertragungs- oder Züchtungsversuche ausgefüllt werden.

Ich glaubte die Entwicklung unseres Parasiten am besten beobachten zu können, wenn ich die Schmarotzer zunächst beobachtete von ihrem ersten Auftreten in den Epithelien bis zur völligen Entwicklung im freien Drüsenlumen resp. im Blaseninhalt. Die ersten Phasen der Entwicklung bei *Coccidium fuscum* finden wir, wie schon früher erwähnt, in den die Schweissdrüsen auskleidenden Epithelzellen. Hier stellen diese Protozoen ganz kleine Plasmaklumpchen dar, die granulirt erscheinen, von gelblichbrauner Farbe mit Kern.

Ist es denn eigentlich nöthig, dass die Keime des Parasiten in die Epithelien der Knäueldrüsen einwandern, um sich weiter zu entwickeln, oder ist dies nicht nöthig? Kann die Entwicklung vielleicht auch im freien Drüsenlumen vor sich gehen? Bekanntlich sind die ältern Forscher STIEDA und WALDENBURG der Ansicht, dass das Eindringen der Sichelkeime in die Epithelzelle nicht nöthig sei zur weiteren Entwicklung der Schmarotzer. LEUCKART erklärt ebenso bestimmt mit Bezug auf *Coccidium oviforme* das Gegentheil, denn er sagt: „Die Bildung der hier geschilderten Körperchen geht übrigens nicht frei im Innern der erweiterten Gallengänge vor sich, sondern in den dieselben auskleidenden Epithelzellen. Die gegenheiligen Angaben kann ich nur durch die Vermuthung erklären, dass die betreffenden Forscher es unterliessen, Querschnitte von genügender Feinheit anzufertigen.“

LEUCKART's Ansicht ist durch die Untersuchungen von L. PFEIFFER, „Ueber die Epithel- und Zellkerninfection durch *Coccidium oviforme* in der Leber und im Darne des Kaninchens“ so zu sagen unantastbar geworden. Auch bei unsern Parasiten unterliegt es nach den von mir angestellten Untersuchungen keinem Zweifel, dass die Entwicklung der Coccidien an das Eindringen in die Epithelzellen gebunden ist. Denn die Uranfänge von Veränderungen in den Knäueldrüsen findet man immer in den dieselben auskleidenden Epithelzellen, wie man bei Schnittserien von genügender Feinheit feststellen kann. Nie konnte ich die ersten Veränderungen, trotz zahlreicher darauf hin von mir untersuchter Objecte, an einer andern Stelle der Drüse nachweisen. Eine reine Zufälligkeit kann dies wohl doch nicht sein. Sichelkeime von *Coccidium fuscum* entwickeln sich in sterilen Flüssigkeiten nicht weiter, jeden Falls in Folge ungenügender Nahrung, als die ich nun einmal das Protoplasma der Epithelien ansehen möchte. Die oben erwähnten gelblichbraunen, granulirt erscheinenden Plasmaklumpchen liegen innerhalb der Epithelzelle und haben im Anfang die Grösse des Zellkerns oder sind etwas grösser als dieser. Mitunter kommt es vor, dass der Parasit sich an Stelle des Epithelzellkerns vorfindet. Auf die Weiterentwicklung des Coccidiums hat es jedoch keinen Einfluss, ob es die Stelle des Epithelzellkerns einnimmt oder nicht, denn es kommt ja gar nicht selten vor, dass sich in einer Epithelzelle 2, 3, ja sogar 5 Coccidien vorfinden, die alle die Entwicklung durchmachen (PFEIFFER's Mehrlingsinfection). Die Coccidie wächst auf Kosten der Epithelzelle, den Zellkern drängt sie nach der Wand zu. Das Protoplasma der Epithelzelle schwindet immer mehr, kann sogar ganz verschwinden, oder es bleibt nur die Zellhaut und ein schmaler Streifen Protoplasma zurück. Die Epithelzelle ist dabei vergrössert. Der Parasit nimmt allmählich eine mehr rundliche Form an, ist stärker granulirt, bis 0,005 mm im Durchmesser und mit einer feinen Hüllhaut umgeben. Der helle, blasenartige Kern ist jetzt, wie früher bereits erwähnt, wegen der starken Granulirung des Plasmaleibes oft schwer zu erkennen, durch Reagentien aber stets nachweisbar. Nicht zu vergessen ist, dass bei allen diesen Vorgängen in der Epithelzelle diese selbst verhältnissmässig lange lebensfähig bleibt. Der Parasit wird allmählich grösser und bildet dann in der Regel sternförmige, birnförmige, runde oder ovoide Gebilde, die nach verschiedenen Seiten Pseudopodien ausstrecken, mittels deren sie Eigenbewegungen machen können. Nur in Folge ganz mechanischer Vorgänge gelangt der Parasit aus der ihn umkleidenden Zellhaut des Epithels heraus in das freie

Drüsenlumen, denn die Zellhaut berstet unter dem Einflusse des auf sie ausgeübten Drucks. Jetzt erst nehmen die Coccidien die charakteristische ovoide Form an und umkleiden sich mit der rasch sich verdichtenden Schale. Eine Bildung dieser Schalenhaut im Innern der Epithelzelle konnte ich nicht finden, immer fand sie im freien Drüsenlumen statt.

Ich habe nun bereits früher erwähnt, dass wir unter den beschalteten Formen vor Allem solche mit dicken, glatten Schalen finden, die im Innern aus einer homogenen Plasmamasse bestehen, in welcher zahlreiche, kuglige, scharf contourirte Sporen liegen, von denen oft ein Theil aus der Coccidie bereits ausgetreten ist. Neben diesen Formen finden sich dann solche mit dünnen Schalen, homogenem Inhalt, aber nie waren in diesen Sporen nachzuweisen, auch ist bei diesen Formen nie eine Mikropyle aufzufinden. Möglicher Weise gehen auch bei unserer Form die zuerst erwähnten bauchigen Parasiten aus den zuletzt erwähnten schlanken Formen hervor, indem, wie dies LEUCKART bei *Coccidium oviforme* annimmt, die schlanken Formen eine Häutung durchmachten. Auf diese Weise erklärt denn auch LEUCKART die Mikropyle, die dann als Einstülpung aufzufassen wäre. Formen mit Mikropyle sind sehr selten. Die schlanken, sporenfreien Exemplare sind viel häufiger zu finden als beschaltete Formen mit Sporen. Wenn wir nun die Weiterentwicklung resp. Vermehrung der Coccidien weiter beobachten wollen, so wäre auch hier zunächst die Frage zu beantworten: finden nach der völligen Ausbildung des Coccidiums die Reifung der Sichelkeime aus den Sporen exogen, also durch Dauercysten statt, ausserhalb des Wirthsthieres oder auch innerhalb des inficirten Wirthes, durch Schwärmercysten? Bekanntlich stellte L. PFEIFFER die Theorie auf, dass bei Coccidien ein zweifacher Modus der Entwicklung vorkommen müsse, indem neben der bis dahin allein bekannten Art der exogenen Fortpflanzung auch eine solche endogen stattfände. Von R. PFEIFFER wurden zuerst Formen beschrieben, die dieser Theorie entsprachen. Er fand kuglige Cysten mit zarter Wand, welche zahlreiche Sichelkeime einschliessen. Es würde sich also auch bei unserer Form darum handeln, ob die Vermehrung durch Dauercysten oder durch Schwärmercysten geschieht, oder ob ähnlich wie bei *Coccidium oviforme* beides vorkommen kann.

Bevor ich auf diese Punkte näher eingehe, muss ich hier kurz die bemerkenswerthesten Thatsachen anführen, die PFEIFFER in seinen Untersuchungen über die Vermehrung von *Coccidium oviforme* festgestellt hat. L. PFEIFFER sagt in seinem Werke: „Ueber die Epithel-

und Zellkerninfection durch *Coccidium oviforme* in der Leber und im Darm des Kaninchens“, p. 44 u. ff.: „Die acute Coccidienkrankheit kommt, was bisher nicht bekannt war, nur bei jungen Kaninchen vor; sie verläuft innerhalb von 1—2 Wochen unter Fieber, Diarrhöe und Abmagerung; bei den Ueberlebenden finden sich als Reste der abgelaufenen Krankheit die bekannten Coccidiencysten der Leber und des Darms. Bei erwachsenen Kaninchen finden sich nur eine Art von Coccidiencysten, welche wir als Dauercysten bezeichnen, deren Inhalt sich erst im Mist des Kaninchenstalles zur Sporenreife entwickelt und eine Autoinfection des erwachsenen Kaninchens also nicht ausübt. Bei 4—6 Wochen alten Kaninchen kommt die bisher noch nicht beschriebene zweite Vermehrungsart des *Coccidium*s vor in Cysten ohne derbe Hülle, aus denen eine grössere Anzahl als von zwei Sichelkeimen in beweglicher und sofort infectionsfähiger Form ausschlüpft. Im Darmrohr, in den Gallengängen und in der Gallenblase der jungen, acut erkrankten Kaninchen finden sich Millionen von solchen Cysten mit directer Sichelkeimbildung.“

Nach PFEIFFER's Untersuchungen gehen die mit dem Koth nach aussen gelangenden Sichelkeime aus jungen Thieren sehr rasch ausserhalb des Thierkörpers zu Grunde, von ihnen aus kann eine Infection nicht zu Stande kommen. Es wird also die Ansteckung bei der Coccidiosis der Kaninchen, durch *Coccidium oviforme* erzeugt, durch die sogenannten Dauercysten, die Erkrankung dagegen durch Schwärmercysten hervorgerufen. Während früher nur die Infection durch Dauercysten bekannt war, ist durch PFEIFFER's Untersuchungen der Schwärmercysten ein neuer Modus der Infection gefunden worden. Auf den von LEUCKART in seinem Lehrbuch so ausführlich beschriebenen Infectionsmodus brauche ich wohl hier nicht mehr näher einzugehen, dagegen muss ich noch einige von PFEIFFER bezüglich der Infection mit den schon erwähnten Schwärmercysten gemachte Entdeckungen hier kurz erwähnen. Nach PFEIFFER ist die bisher nicht bekannte Vermehrung des *Coccidium oviforme* durch eine Art von Schwärmersicheln nur bei jungen Kaninchen und in der ersten Woche der Erkrankung zu beobachten. PFEIFFER sagt: „Sehr bald ist die Grösse erreicht, welche die bekannten Coccidien in der Leber des Kaninchens besitzen. Abweichungen bestehen bei den Schwärmercysten darin, dass einmal die Hüllhaut nur einfach contourirt erscheint, dass die vollkommen glatte Eiform nicht erreicht wird. Auch das Zurückgehen des Plasmas auf eine centrale Kugel innerhalb der eiförmigen Cystenwand, wie dies bei den Dauercysten die Regel ist, kommt bei

Schwärmercysten nicht vor. Der Beginn der Sporenbildung ist bei den Schwärmercysten an keine bestimmte Grösse des Parasiten gebunden, wie dies bei Dauercysten schon eher einer Regel unterliegt. Eingeleitet wird der Vermehrungsprocess durch eine Veränderung des Parasitenkerns, die an Fadenknäuel erinnert. Rasch folgen auf diese Auflockerung des primären Kerns eine Reihe von Kerntheilungen. Die zahlreichen Tochterkerne liegen dem Mantel der Parasitenkugel dicht an und oft in schöner geometrischer Form. Um diese Tochterkerne gruppirt sich weiter der flüssige Plasmahalt des Parasiten zu eben so viel Tochterzellen, die als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste durchscheinen. Diese Tochterkugeln strecken sich und gehen unmittelbar in die Sichelkeime über. Das älter bekannte Sporocystenstadium fällt bei dieser Art der Vermehrung gänzlich aus.“ Bei gut gelungener Färbung findet man dann nach PFEIFFER einzelne Schwärmercysten mit regelrecht an einander liegenden Sicheln, die jedoch durch die Bewegung leicht Verschiebungen eingehen. PFEIFFER fährt dann fort: „Durch diese Bewegung der Keime kommt es auch schliesslich zum Platzen der Cystenwand und kommen die Sicheln als kleinste jüngste Coccidien in den Darminhalt des Wirthsthieres hinein, hier sofort ihr Zerstörungswerk an den Epithelzellen von Neuem aufnehmend.“ Nach Fütterungsversuchen ist die Ausbildung der Schwärmercysten bekanntlich eine rasche und geht innerhalb einer Woche vor sich, während die Dauercysten zu ihrer Entwicklung viel mehr Zeit gebrauchen. Zu betonen wäre hier nur noch, dass Dauercysten sowohl innerhalb der Wirthszellen als auch im freien Darmrohr zur Ausbildung kommen, aber nicht zur Sporocystenbildung innerhalb des Wirthsthieres schreiten. Reife Sporocysten aus Dauercysten hat auch PFEIFFER weder bei alten noch bei jungen Kaninchen innerhalb des Thierkörpers je gefunden. Die Sporocystenbildung in den Dauercysten geschieht vielmehr, wie dies schon LEUCKART vor Decennien in seinen grundlegenden Arbeiten bewiesen hat, nach der Entleerung mit dem Koth in der Aussenwelt. Diese ja allgemein bekannten Dinge kann ich hier übergehen.

Bezüglich der Entwicklung der von SCHUBERG im Magendarmcanal der Maus gefundenen und beschriebenen Coccidienformen will ich folgende Punkte hier erwähnen: Die Vermehrung erfolgt zunächst exogen in der bis dahin bekannten Weise, denn der Autor sagt: „Die durch Viertheilung entstandenen Sporoblasten bilden sich weiterhin zu Sporen um. In den reifen Sporen findet man jede Spore gebildet von einer sehr feinen Membran, zwei

Sporozoiten (Sichelkeimen) und einem ziemlich grossen Restkörper.“ Ausserdem erwähnt SCHUBERG über intracellulär sich vermehrende Coccidien des Darms (*Eimeria*-Typus) Folgendes: „In zwei erwachsenen Mäusen fand ich ausser den im vorigen Abschnitt beschriebenen Coccidien auch die Formen, welche EIMER hauptsächlich beobachtet hatte und die später von SCHNEIDER *Eimeria* genannt worden sind.“ Die jüngsten intracellulären Stadien traf SCHUBERG innerhalb der Darmepithelien als rundliche, ovale, auch mitunter weniger regelmässige Körperchen. Bei dem zweiten Vermehrungsprocess unterbleibt die Bildung einer Cyste. SCHUBERG konnte feststellen, dass bei diesen Formen der Kern in etwa 8 Kerne getheilt wird, mitunter auch 7 oder 9 Kerne. „Das eben erwähnte mehrkernige Stadium führt nun zur Bildung der Sporozoiten, die ich gleichfalls stets in der Zahl 7—9 antraf, was auch schon EIMER angegeben hat.“ Ein Restkörper wurde mit Sicherheit dabei nicht beobachtet. „Nach L. PFEIFFER“, sagt der Autor weiter, „sollen die amöboid beweglichen Sichelkeime in die Epithelzellen eindringen. Hierüber stehen mir eigene Beobachtungen nicht zu Gebote.“

Ausser diesen zuletzt genannten Formen hat nun SCHUBERG noch einige weitere intracelluläre Gebilde beobachtet und zwar von zweierlei Art. Er sagt: „Die einen haben die Grösse der reifen, zur Sichelkeimbildung schreitenden Formen. Doch findet man nicht nur 7—10 Kerne in der Peripherie des Körpers, sondern eine bedeutend grössere Anzahl von solchen.“ Die zweite Gruppe der in Rede stehenden intracellulären Gebilde war folgendermaassen beschaffen: „Um eine ziemlich grosse centrale Kugel, die sich in ähnlichem Tone wie das Protoplasma der reifen intracellulären *Eimeria*-Formen färbt, liegt eine grosse Menge von kleinen Körpern, deren Natur nicht leicht zu erkennen ist. Soviel ich jedoch bemerken konnte, handelt es sich um Elemente, die eine ähnliche Gestalt besitzen wie Sporozoiten und sich von diesen vor allem durch eine viel geringere Grösse unterscheiden. In der Mitte jedes dieser Körperchen befindet sich ein stark färbbares Gebilde, das die gleiche Lage hat wie der Kern eines Sichelkeims und wohl auch als Kern anzusprechen ist.“

„Meine Auffassung dieser Dinge“, sagt SCHUBERG, „geht nun dahin, dass es sich wohl um eine zweite, kleinere Form von Sporozoiten handelt, die sich von den früher geschilderten Sporozoiten nicht nur durch bedeutend geringere Grösse und durch eine bedeutend grössere Anzahl, sondern auch durch das Auftreten eines ziemlich grossen Restkörpers bei ihrer Entwicklung unterscheiden. In dem zuerst be-

schriebenen Stadium sind die Kerne der zukünftigen kleinen Sporozoiten an die Oberfläche gewandert; anscheinend findet, wenn sie sich zur Bildung der Sporozoiten mit Protoplasma umgeben, eine Verkleinerung des Kerns statt.“

Aehnliche Vorgänge haben ausser L. PFEIFFER und SCHUBERG auch THÉLOHAN und PODWYSOZKI gesehen; allerdings waren sich die beiden zuletzt genannten Autoren über die Natur der von ihnen beobachteten Gebilde nicht recht klar.

Auch LABBÉ hat bei Tritonen eine zweite Form von Sporozoiten beschrieben, die ganz mit den von SCHUBERG gefundenen aus dem Darm der Maus übereinstimmen.

Auf die Darlegungen SCHUBERG's über die Zusammengehörigkeit von *Coccidium*- und *Eimeria*-Formen zu einem gemeinsamen Entwicklungszyclus kann ich hier nicht eingehen, sondern muss auf die Arbeit des Autors verweisen. SCHUBERG schliesst seine Mittheilungen wie folgt: „Was schliesslich die von LABBÉ und mir beobachteten kleinen Sporozoiten betrifft, so wäre es nicht unmöglich, dass diese wiederum eine besondere Phase in der Entwicklung der Coccidien darstellten; namentlich könnte man daran denken, dass die Formen eventuell eine Copulation vermitteln möchten.“

In der jüngsten Zeit ist nun durch die Untersuchungen von SCHAUDINN u. SIEDLECKI (Beiträge zur Kenntniss der Coccidien, 1897) ein anderer Modus der Entwicklung bei einigen Coccidienformen bekannt geworden. Beide Autoren haben besonders ihre Aufmerksamkeit auf die Kerntheilungsvorgänge, Sporulation und Entwicklung der Coccidien gerichtet und als besonders geeignet für dieses Studium zeigten sich zwei Arten aus dem Darm des *Lithobius forcipatus*, nämlich: *Adelea ovata* SCHNEID. und *Eimeria schneideri* BÜTSCHLI. Beide Arten leben in der Epithelschicht des Darms von *Lithobius* und sind als erwachsene Thiere nur schwer von einander zu unterscheiden. Bisher diente die Gestalt der Sporen zur Unterscheidung beider Formen. SCHAUDINN u. SIEDLECKI haben nun gefunden, dass ausser der Sporulation noch andere Unterschiede zwischen beiden Formen vorhanden sind, besonders der Gang der Entwicklung ist sehr verschieden. Betrachten wir zunächst in Kürze die Vorgänge bei *Adelea ovata* SCHNEID. Wenn die *Adelea* alle Nahrungsstoffe ihrer Wirthszelle verbraucht hat, beginnt sie sich zur Sporulation vorzubereiten. Alle Reservestoffe werden resorbirt, das Plasma der *Adelea* wird ganz rein. „Nunmehr spielen sich eine Reihe von Processen ab, die zur Bildung von zweierlei Theilungsproducten führen: es entstehen nämlich entweder grosse

Sporen, die wiederum eine Zelle inficiren können, oder kleinere, denen eine andere Function zufällt.“

Die Autoren wählten für diese Theilungsproducte die Namen Makro- und Mikrogameten. Die Bildung solcher Makrogameten geht etwa folgendermaassen vor sich: Der sogenannte Binnenkörper (nucleolus) im Kern der *Adele*a theilt sich und allmählich wird das Kerninnere mit zahlreichen, ungefähr gleich grossen secundären Binnenkörpern erfüllt. Das Chromatingerüst des Kerns zerfällt in zahlreiche Partikel, der Kernsaft wird heller, die Kernmembran verschwindet. Chromatinbrocken und kleine Binnenkörper schieben sich nach allen Seiten aus einander, wobei auch das Protoplasma Veränderungen erleidet. Die allmählich entstehenden neuen Kerne werden von einem hellern Hof umschlossen und es entstehen polygonale Plasmabezirke, die an einander liegen. „Ein jeder von den polygonalen Plasmabezirken streckt sich in die Länge und nimmt an Dicke zu, so dass er sich von den benachbarten deutlich abgrenzt. Auf diese Weise entsteht ein Bündel sichelförmiger Keime, ‚Makrogameten‘, die auf der Oberfläche einer Kugel liegen. Der Kern liegt in jeder der neu entstandenen Sporen in der Mitte der Längsaxe. Die Zahl der Makrogameten schwankt zwischen 20—40 und mehr.“ Diese Makrogameten, die eine grosse Bewegungsfähigkeit besitzen, bohren sich in die Darmepithelien des Wirthsthiers ein und bringen auf diese Weise die Autoinfection zu Stande. In der Epithelzelle liegt die Spore zunächst einige Zeit ruhig neben dem Kern, dann beginnt das Wachsthum und allmählich nimmt sie ovoide Gestalt an. Das Kerngerüst wird locker, der Binnenkörper tritt deutlich hervor, im Protoplasma sammeln sich Reservestoffe an und schliesslich ist das Stadium des erwachsenen Thiers erreicht.

Die ersten Vorgänge, die zur Bildung der Mikrogameten führen, sind gleich denen, die wir bei der Entstehung der Makrogameten kennen lernten. Die Zahl der entstehenden Sporen beträgt nur 8—14, doch sind sie verhältnissmässig grösser als die Makrogameten. „Diese Mikrogameten vermögen weder in die Darmepithelzellen des Wirths einzudringen und den Darm zu inficiren, noch zu einem ausgebildeten Thier heranzuwachsen. Die einzige Veränderung, die sich in ihnen bemerklich macht, ist die Zweitheilung des Binnenkörpers, deren beide Theile entgegengesetzte Pole im Kern der Spore einnehmen. Diese beiden Sporenarten (Makro- und Mikrogameten), die nur im Darm des Wirths vorkommen, nicht aber nach aussen entleert werden, können nicht andre Individuen inficiren. Zu diesem Zweck dienen die Dauer-

sporen. Dieselben sind mit einer harten Hülle umgeben und vermögen deshalb viel ungünstigere Lebensbedingungen, wie sie die Entleerung nach aussen bietet, auszuhalten.“ Sie verdanken ihre Entstehung einer Copulation. Aus Makrogameten entstandene erwachsene Individuen verschmelzen mit Mikrogameten. Bald nachdem Makro- und Mikrogameten sich an einander gelegt haben, beginnen die als Reifung und Reduction bekannten Prozesse sich abzuspielen. Erst nach vollendeter Reifung erfolgt die dauernde Verschmelzung der Gameten. Auf die Einzelheiten bei dieser Copulation resp. Reifung kann ich hier nicht eingehen und verweise auf die Arbeit von SCHAUDINN u. SIEDLECKI. „Es entstehen schliesslich eine Menge encystirter Kugeln (15—25), in welchen sich der Kern nochmals karyokinetisch theilt. Das Protoplasma zerfällt in zwei sichelförmige Körper (Sichelkeime), die mit ihren Concavitäten den Restkörper umgeben. In jeder dieser Sporen nimmt der Kern die Mitte der Länge ein. Die auf diese Weise entstandenen Cysten werden mit dem Koth entleert und können zur Infection anderer Individuen dienen. Hiermit ist der Entwicklungszyclus der *Adelea* vollendet.“ Ob die Cysten direct oder durch Vermittlung eines andern Wirthsthiers in den Darm des neuen Individuums gelangen, konnten bisher die Autoren mit Sicherheit nicht feststellen.

Auch *Eimeria schneideri* BÜTSCHLI bildet nach SCHAUDINN u. SIEDLECKI's Untersuchungen Makro- und Mikrogameten. Bei der Makrogametenbildung ist die Zahl der Sporen etwas grösser als bei *Adelea*, die Sporen selbst jedoch nur halb so gross. Sie dienen hier wie dort zur Autoinfection. Die Bildung der Mikrogameten ist etwas anders, als wir es bei *Adelea* kennen lernten. Der fertige Mikrogamet besitzt ungefähr spindelförmige Gestalt; er ist gegenüber den Makrogameten winzig klein (3—5 μ). Sie zeigen eine lebhafte Bewegung, an die der Spermatozoen höherer Thiere lebhaft erinnernd. Diese Bewegung ermöglicht den Mikrogameten das Aufsuchen der Makrogameten zur Copulation, die wie bei *Adelea* zur Bildung der Dauersporen führt. Es verlässt auch hier schliesslich die mit dicker Membran versehene Cyste den Darm und macht ihre Weiterentwicklung ausserhalb des Wirths durch. Der Cysteninhalt zerfällt in vier Keime. „Jeder derselben scheidet eine besondere Membran ab. Hierauf theilt sich in jeder Tochtercyste der Kern durch primitive Mitose. Die beiden Kerne jeder Cyste rücken an die Pole derselben, zugleich sammeln sich kleine, stark lichtbrechende Körnchen resp. Tröpfchen im Innern des Plasmas zu je zwei grossen, stark lichtbrechenden

Körpern an. Dieselben verschmelzen später mit einander zu einem wetzsteinförmigen Restkörper, während sich das Plasma in zwei sichelförmige Keime theilt, welche denselben umschliessen.“

Auch für die zur Familie der Polysporiden gehörige Form *Klossia octopiana* AI. SCHNEIDER, die bekanntlich in der Darmwand, der äussern Haut, der Musculatur, den Geschlechtsorganen und Venenanhängen von *Octopus vulgaris* lebt, hat M. SIEDLECKI in seiner Arbeit „Reproduction sexuée et cycle évolutif de la coccidie de la Seiche“ den Nachweis erbracht, dass auch bei dieser Form sogenannte Makro- und Mikrogameten gebildet werden, und durch Befruchtung einer Makrogamete durch eine Mikrogamete entstehen die Dauercysten. In der ebenfalls von M. SIEDLECKI im Jahre 1898 verfassten Arbeit „Reproduction sexuée et debut de la sporulation chez la coccidie des Tritons (*Coccidium propr.* SCHN.)“ hat der Autor nachgewiesen, dass auch bei der im Darm des Triton lebenden Form *Coccidium proprium* der ektogenen Entwicklung eine Befruchtung vorangeht, wie wir sie bei *Klossia octopiana*, *Adelea ovata* und *Coccidium schneideri* kennen lernten. Die endogene Entwicklung von *Coccidium proprium* hat SIMOND beschrieben (in: Ann. Inst. Pasteur, 1897), der die Stadien der Mikro- und Makrogametenbildung beobachtet hat.

SIEDLECKI ist nun der Ansicht, dass die Mehrzahl der Coccidien der Wirbelthiere (z. B. des Kaninchens) eine analoge Entwicklung durchmachen wie *Coccidium proprium* SCHN. Es sei wahrscheinlich, dass die Befruchtung unter denselben Bedingungen stattfände. Durch SIMOND's Arbeit ist dies nun ebenfalls bestätigt. Wo nun in Folgendem die Rede ist von Dauercysten, sollen die Gebilde verstanden werden, die seither unter dem Namen Dauercysten bekannt waren und mit den von SCHAUDINN u. SIEDLECKI beschriebenen Formen, die durch Copulation entstanden, identisch sind. Dagegen wären die Schwärmercysten, von L. PFEIFFER bei *Coccidium oviforme* beschrieben, identisch mit den Gebilden, die wir unter dem Namen Makrogameten kennen lernten.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Untersuchungen über die Vermehrungsweise, ob durch Dauer- oder Schwärmercysten, bei *Coccidium fuscum* ungleich schwieriger sind als bei andern Coccidienarten, wenn man bedenkt, dass lebende Formen sehr schwer zu erhalten, der Sitz der Parasiten die Epithelien der Knäueldrüsen sind und diese bei lebenden Thieren der mikroskopischen Beobachtung gar nicht zugänglich sind. Bevor ich also in der Entwicklung von *Coccidium fuscum* fortfahre, muss ich die Thatsachen anführen, die mich

der Lösung verschiedener entwicklungsgeschichtlicher Fragen jeden Falls einen bedeutenden Schritt näher brachten. Im Frühjahr 1897 wurden nämlich bei Vornahme der Fleischschau im städtischen Schlachthause zu Frankfurt a. M.-Bockenheim bei zwei ausgeschlachteten Schweinen die charakteristischen Veränderungen der Haut, die dem Schrotausschlag eigen sind, gefunden. Schwein I, weiss, männlich, ca. $\frac{3}{4}$ Jahr alt, hatte nur eine grössere, etwa thaler- bis fünfmarkstückgrosse Erkrankung, und zwar auf der linken Hinterbacke. Ausserdem waren mehrere theils kleinere, theils grössere Knötchen und Bläschen an beiden Hinterbacken und auf dem Kreuz nachzuweisen. Alle übrigen Theile des Körpers waren frei von krankhaften Veränderungen. Das grössere oben bezeichnete Hautstück ist in seiner ganzen Umgrenzung deutlich von dem benachbarten gesunden Gewebe abgesetzt. Die grössern Knötchen und Bläschen fanden sich im Centrum, die kleinern davon peripherwärts. Die Grösse der vorhandenen pathologischen Gebilde, sowohl in dem grössern erkrankten Hautstück als auch an den übrigen genannten Körperstellen, war nicht sehr variabel. Die meisten besaßen die Grösse eines Hirsekorns, wenige gingen über diese Ausdehnung hinaus, dagegen fanden sich auch kleinere, stecknadelkopfgrosse Gebilde. Grössere Bläschen von der Grösse einer Linse u. dergl., wie man sie bei derartigen Erkrankungen in der Regel findet, waren bei besagtem Thiere nicht aufzufinden. Die Farbe der Bläschen war grau, dunkelblau bis schwarz, einige, und zwar die an Ausdehnung kleinsten, besaßen einen schwachen Stich ins Rothe, wieder andre erschienen violett. Die Gestalt der Bläschen war durchschnittlich rund, sonst fanden sich keine erwähnenswerthen Merkmale vor, die übrige Beschaffenheit, Inhalt u. dergl., waren die den Schrotausschlag charakterisirenden. Schwein II, weiss, mit einigen schwarzen Flecken, weiblich, ca. $\frac{3}{4}$ Jahr alt, zeigte drei grössere erkrankte Hautstellen, eine auf dem Kreuz, eine auf der linken und eine auf der rechten Hinterbacke, alle drei Hautstücke ungefähr in der Grösse eines Handtellers. Die Grösse der Bläschen war hier verschieden. Die kleinsten waren stecknadelkopfgross oder hatten die Grösse eines Hirsekorns, daneben fanden sich aber solche von der Grösse einer Linse, letztere prominirten mehr über die Hautoberfläche und besaßen auf der Höhe der Prominenz eine kleine Vertiefung oder Delle. Erwähnenswerth ist auch hier, dass die grössten Bläschen in den erkrankten Hautstücken im Centrum derselben nachzuweisen waren, peripherwärts fanden sich kleinere und die kleinsten Cystchen und Knötchen. Die erkrankten Hautstücke waren gegen das

gesunde Gewebe scharf begrenzt. Die Farbe der Bläschen war auch hier grau, dunkelblau bis schwarz, manche hatten auch eine gelbbraune bis tiefbraune Farbe. Die kleinsten Bläschen waren hell, weisslich oder grauroth. Auch hier war der histologische Bau und Inhalt der Cystchen der bekannte. Nicht unerwähnt will ich lassen, dass bei diesem Schweine, ausser den erwähnten drei grössern Hautstellen, sich noch an verschiedenen andern Körperstellen theils kleinere, theils grössere vereinzelte Knötchen und Blächen vorfanden, besonders am Schwanz und an den Ohren. An letztern zeigten sich einige stecknadelkopfgrosse Erhabenheiten in der Epidermis. Obwohl nun Symptome, pathologisch-anatomische Veränderungen und histologischer Bau nebst Inhalt der Hautcysten der den Schrotausschlag charakterisirende war und dieser nun hinlänglich bekannt sein dürfte, glaubte ich doch beide Fälle, die mir damals zu Gesicht kamen, hier genauer beschreiben zu müssen, und zwar aus nachfolgendem Grund: Da ich mich zu jener Zeit gerade mit Untersuchungen über Bau und Lebensweise von *Coccidium fuscum* beschäftigte und beide Schweine von demselben Metzgermeister geschlachtet worden waren, lag eigentlich nichts näher, als mich nach der Herkunft resp. dem frühern Besitzer zu erkundigen, um so zu erfahren, ob beide Thiere in demselben Stalle aufgezogen worden seien, ob vielleicht noch weitere am Schrotausschlag erkrankte Thiere sich unter dem Bestand des frühern Besitzers befänden u. dergl. mehr. So erfuhr ich denn, dass beide Thiere von einem Oekonomen aus der Nähe Frankfurts stammten und von demselben auch aufgezogen resp. gemästet wurden. Ein noch jüngeres, noch nicht völlig gemästetes Schwein hätte sich beim Kaufabschluss im selben Stalle befunden. War diese Mittheilung schon an sich allein für mich sehr interessant, so war es die folgende noch mehr. Sowohl der Metzgermeister als auch verschiedene Beamte des Schlachthauses erklärten, dass im Sommer 1896 vom selben Metzgermeister zwei Schweine geschlachtet worden seien, die ebenfalls die für Schrotausschlag so charakteristischen Veränderungen in der Haut zeigten. Besonders die bekannten Hautcysten, die ja so auffallend an eingeschossenen Schrot erinnern, wollte den Leuten, die bei jenen im Sommer 1896 geschlachteten Thieren die Hautveränderung zum ersten Mal sahen, nicht in den Kopf. Der Laienfleischbeschauer des dortigen Schlachthauses glaubte damals fest, es mit eingeschossenem Schrot zu thun zu haben, und konnte erst durch den thierärztlichen Sachverständigen eines bessern belehrt werden. So kam es denn, dass dem Fleischbeschauer bei der Untersuchung die oben näher beschrie-

benen Hautveränderungen dieses Mal wieder sofort auffielen. Es wird ja das Leiden, wenn nicht sehr hochgradig, an öffentlichen Schlachthäusern leicht übersehen. Auch jene beiden Schweine von damals, erklärte der Besitzer weiter, waren von demselben Oekonomen wie diejenigen, die hier sich befinden. Glücklicherweise über die gemachten Entdeckungen, denn nur der, welcher wie ich schon Tausende und abermals Tausende von Schweinen untersucht hatte, ohne dass es gelungen war, die Krankheit auch beim lebenden Thier zu finden, weiss die Freude, die mich damals überkam, mit zu empfinden. Auch hier hatte der Zufall eine Rolle gespielt. Denn mein erster Gedanke war, jenes dritte noch lebende Schwein in dem Stalle des Oekonomen sei auch an Schrotausschlag erkrankt und so stehe mir ja endlich lebendes Material zur Verfügung. In meiner Hoffnung war ich nicht getäuscht. Bei dem betreffenden Oekonomen erfuhr ich zunächst, dass er im August 1896 zwei Schweine, die er beide selbst aufgezogen habe, an Metzgermeister L. in Bockenheim verkauft habe. Der Stall habe hierauf etwa 30 Tage lang leer gestanden, dann seien die beiden Schweine, die er jetzt an den Metzgermeister verkauft, dorthin gebracht worden, das dritte, jetzt noch lebende Thier befände sich seit etwa $\frac{1}{4}$ Jahr in dieser Stallabtheilung. Besitzer hat im Ganzen 3 Schweineställe, von denen 2 neu gebaut, cementirt und sehr sauber und reinlich sind, während die Stallabtheilung, mit der wir es jetzt zu thun haben und die nach Angabe des Besitzers wegen Baufälligkeit abgerissen werden sollte, alt, verfallen und dumpf ist, der Jauchebfluss ist ein sehr schlechter. Während ich nun bei den in den beiden übrigen Stallabtheilungen untergebrachten Schweinen an keinem nach genauester Untersuchung irgend eine Hautveränderung finden konnte, hatte das dritte noch lebende Thier in der Stallabtheilung, aus der die früher erkrankten Schweine stammten, eine, wenn auch, wie es schien, frische Invasion von *Coccidium fuscum* mitgemacht. Die Veränderungen, die sich an dem ca. $\frac{1}{2}$ jährigen Schwein (weiblich, weiss) zeigten, waren etwa die folgenden: Eine Erkrankung einer grösseren Hautplatte, wie ich sie an den geschlachteten Schweinen gefunden hatte, war nicht aufzufinden, und ich bin überzeugt, ich hätte wohl auch die übrigen Veränderungen in der Haut nicht gefunden, wenn ich nicht von vorn herein so sicher angenommen hätte, dieses Thier müsse wohl in Folge seines Zusammenlebens mit den übrigen an Schrotausschlag erkrankten auch mit genanntem Leiden behaftet sein. Ich nahm in Folge dessen meine Untersuchungen auf das genaueste und sorgfältigste vor. Zu diesem Zweck liess ich das Thier zunächst

tüchtig reinigen und untersuchte genau jede Körperstelle, theilweise sogar mit der Lupe. Ich fand zunächst am linken Ohr, und zwar auf der äussern Fläche der Ohrmuschel, 5 fast gleich grosse Bläschen von der Grösse eines Hirsekorns, eines ging ein wenig über diese Grösse hinaus. Drei dieser Bläschen lagen nun ferner, jedes ungefähr 1 cm von dem andern entfernt, ziemlich nahe an der Spitze der Ohrmuschel, das 4. und 5. Bläschen ganz nahe bei einander liegend, am Grunde der Ohrmuschel. Die Farbe aller Bläschen war grau bis dunkelblau. Sie waren kreisrund, von dem umliegenden Gewebe deutlich abgesetzt, bildeten keine Prominenzen über der Haut. Letztere zeigte übrigens keinerlei pathologische Veränderungen in der Umgebung der Cystchen. Ausser den genannten Bläschen fanden sich 4 ebenfalls getrennt von einander liegende Bläschen auf der äussern Fläche der rechten Ohrmuschel, eine Anzahl (ich zählte etwa 10) Cystchen auf der rechten Hinterbacke, einige auf dem Kreuz und an den Zitzen, sowie 6 kleinere röthliche Knötchen am Schwanz. Das Thier fühlte sich im Uebrigen sehr wohl, das Allgemeinbefinden war vorzüglich, Juckreiz war nicht im Geringsten vorhanden, ebenso waren keine aufgescheuerten Stellen zu finden.

Ich bat nun den Besitzer, da es sich um Erforschung einer Hauterkrankung des Schweins handle, die, wenn auch keinen grossen praktischen, so doch einen sehr grossen wissenschaftlichen Werth habe, mir doch zu gestatten, das Thier beobachten und für meine Versuche nutzbar machen zu dürfen. Zu meiner grossen Freude kam der Besitzer meinen Wünschen mit der grössten Bereitwilligkeit nach, und so konnten denn meine Versuche und Untersuchungen in der nun zu schildernden Weise ihren Fortgang finden. Nachdem ich einige Bläschen auf ihren Inhalt untersucht, ganz so in der Weise wie bei Hautcysten von geschlachteten Thieren durch Ausdrücken des Cysteninhalts, und die früher beschriebene Coccidienform in denselben in den verschiedensten Entwicklungsstadien in lebendem Zustande nachgewiesen hatte, ging ich an die Weiterverfolgung der Lebensgeschichte und Entwicklung von *Coccidium fuscum*. Bekanntlich können die Hautcysten beim Schrotausschlag der Schweine an allen mit Borsten bedeckten Körperstellen auftreten, finden sich aber, wie dies von mehreren Beobachtern zugegeben wird, vor Allem an denjenigen Körperstellen, an denen sich die Thiere mit Vorliebe zu scheuern pflegen. Nach OLT's Ansichten wird an der Innenfläche der Schenkel und an der untern Seite des Bauches eine Bildung von Bläschen seltner beobachtet, weil an jenen Stellen der Cutiskörper viel schwächer ent-

wickelt ist als an den übrigen Körperstellen. „Daher legt sich die Haut an der untern Seite des Bauches leicht in Fältchen, ist weich und wird bei jeder Bewegung des Körpers nach den verschiedensten Richtungen auf der Unterlage verschoben. In diesem Hautbezirk sitzen die Drüsenknäuelchen ferner viel freier in der lockern Unterhaut, eine Vergrösserung der ganzen Drüse durch Stauung stösst auf geringere Widerstände als am Rücken, wo der grössere Theil des Drüsenknäuels von den derben Gewebzügen der Cutis umgeben ist. Hier erfährt die Haut auch geringere Verschiebungen und fällt also jener natürliche Druck weg, welcher an der Innenfläche der Schenkel und an den Bauchdecken den Abfluss des Hautsecretes fördern dürfte.“ Wie nun von den verschiedensten Beobachtern, die sich mit dem Schrot-ausschlag beschäftigten, in ihren daraufhin bezüglichen Untersuchungen weiterhin ausgeführt wird, ist es eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass nie alle Bläschen dieselbe Grösse besitzen, sondern es liegen in der Regel im Centrum eines erkrankten Hautstückes die grössten Bläschen, nach der Peripherie werden sie kleiner, und man ist geneigt, von vorn herein die nach der Peripherie zu liegenden Cysten als jüngere Stadien des Krankheitsprocesses anzusehen, so dass es scheint, das Leiden breite sich peripheriewärts weiter. Ich hatte also im gegebenen Fall die beste Gelegenheit zu beobachten, ob von den erkrankten Hautstellen aus eine Weiterentwicklung des Leidens peripheriewärts stattfände oder nicht, und, was noch wichtiger war, wie die Infection stattfand, ob von den primären Hautcystchen oder von aussen her durch vielleicht im Stall schmarotzende Keime, oder ob auch beides eventuell möglich sein könnte.

Zu diesem Zweck untersuchte ich einige erkrankte Hautstellen besonders, machte über den Befund genaue Notizen und beobachtete jede Veränderung in der Haut auf das Genaueste. Als Object für meine Untersuchungen wählte ich die Ohren meines Versuchsthieres, und zwar deshalb, weil hier der schwächern Behaarung wegen eine genauere Beobachtung leichter war, als an den übrigen erkrankten Körperstellen. Auch erwiesen sich, wie dies ja aus oben Gesagtem wohl erhellt, die Anordnungen der hier vorhandenen Bläschen als besonders charakteristisch. Zunächst liess ich, da ich eine Invasion der Parasitenkeime bei jeder Neuinfection, von aussen her kommend, annehmen musste, das Thier unter denselben Verhältnissen, in demselben Stall weiterleben. Als diese Versuche und Beobachtungen beendet waren, brachte ich ein zweites Thier in den Stall, um vielleicht Uebertragungen von Thier auf Thier beobachten zu können. Ich brachte

nämlich die Thiere so zusammen, dass eine erkrankte Hautstelle eines Thieres mit der gesunden eines zweiten viel in Berührung war. Beim dritten Versuch wurde das zuerst erkrankte Schwein in einen Stall gebracht, der vorher gut gereinigt und desinficirt worden war, so dass man eine Invasion von Parasiten direct aus der Aussenwelt als ausgeschlossen betrachten konnte, während doch in dem zuerst erwähnten Stall, wie dies aus den gemachten Mittheilungen ohne allen Zweifel hervorgeht, Parasitenkeime vegetirten. Als vierten Versuch endlich will ich noch anführen, dass ich auch mehrere Kaninchen in den Schweinestall brachte, sowohl mit den Schweinen zusammen, als auch nach ihrer Entfernung, um zu sehen, ob und welcher Zusammenhang zwischen unsrer Krankheit und der Kaninchencoccidiose bestände.

Betrachten wir zunächst die Resultate von Versuch I.

Ich liess das Versuchsthier in demselben Stalle und beobachtete es hier. Ich beschrieb bereits früher die Erkrankung am linken Ohr, die ich denn nun auch näher verfolgte. In den ersten 5 Tagen konnte ich bei den von mir täglich aufs Sorgfältigste mit der Lupe vorgenommenen Hautuntersuchungen keine Veränderungen wahrnehmen. Am 6. Tage beobachtete ich ein kleinstes, nur mit der Lupe wahrnehmbares rothes Pünktchen in der Epidermis direct neben einem bereits bestehenden, am 7. Tage wieder ein frisches direct neben einem alten. Am 9. Tage bemerkte ich ein neues Pünktchen einige Centimeter von einem bereits bestehenden entfernt. Das am 6. Tage entdeckte rothe Pünktchen, eine als kleinste Hautcyste aufzufassende Veränderung, beobachtete ich nun genauer. Am 7. Tage war die Veränderung nicht auffälliger geworden, am 8. Tage war das früher roth erscheinende Pünktchen ein wenig dunkler; die Vergrösserung nahm von Tag zu Tag um ein Geringes zu, und nach 15 Tagen war die Veränderung in der Epidermis mit blossem Auge deutlich zu sehen und als kleines Hautcystchen gut zu erkennen. Fast durchschnittlich in 5—6 Tagen war ein weiteres Bläschen aufzufinden, und zwar immer in nächster Nähe eines bereits bestehenden.

Da die Einwanderung ja selbst nicht zu beobachten war und ich doch bei der ersten zu constatirenden Invasion den Nachweis der Parasiten erbringen wollte, schnitt ich ein kleinstes Hautcystchen am 14. Tage, nachdem ich es in der Epidermis bemerkt, heraus und untersuchte die Schnittserien auf die bekannte Weise, wobei ich die Parasiten in den Epithelien vorfand, so wie ich es früher beschrieben. Im freien Drüsenlumen fand ich keine Parasiten oder nur wenige. Wie lange Zeit seit der Invasion in die Epithelien verflossen, weiss

ich nicht, da die Beobachtung nur von dem Sichtbarwerden der Knötchen in der Epidermis an gerechnet ist. 6 Wochen hatte ich das Thier in dieser Weise beobachtet und gefunden, dass durchschnittlich alle 5—6 Tage ein neues Bläschen, in der Regel dicht bei einem bereits bestehenden, seltner mehr oder weniger weit davon entfernt oder an einer noch völlig gesunden Stelle entstand. Immer nur ganz spärlich fanden sich in den mehr als 14 Tage alten Bläschen die eingekapselten Coccidien im freien Blaseninhalt; in Bläschen unter 14 Tagen, immer natürlich von ihrem Sichtbarwerden in der Epidermis an gerechnet, fand ich dieselben überhaupt nicht vor, dagegen konnte ich immer die Epithelinfection und weitere Formen der Entwicklung im freien Drüsenlumen nachweisen.

Es galt nun die Frage zu lösen, ob alle diese Neuinfectionen zu Stande gekommen seien durch Eindringen von Keimen von aussen her, oder ob in den einmal inficirten Epithelien die Neuinfection anderer Epithelien von bereits in der erkrankten Drüse schmarotzenden Coccidien ausgehen könne und ob vielleicht auch von erkrankten Hautcysten aus die Weiterentwicklung der Krankheit direct, ohne dass die Coccidienkeime in der Aussenwelt vegetirten, sich auf benachbarte Knäueldrüse übertragen könne und wie diese Weiterentwicklung resp. Uebertragung stattfände. Es wurde deshalb zunächst ein zweites Thier in denselben Stall gebracht, derart, dass der gesunde Theil der linken Hinterbacke mit der erkrankten rechten Hinterbacke des erstern in fortwährende Berührung kam.

Betrachten wir die Resultate dieses II. Versuches: 15 Tage, nachdem das Thier in den Stall gebracht worden war, beobachtete ich an einigen Stellen der Haut Bildungen von kleinsten Knötchen, die denen bei dem ersten Versuch am 6. Tage gesehenen völlig entsprachen. Eine dieser Stellen, an denen sich diese kleinsten Hautcystchen vorfanden, war an der linken Hinterbacke und entsprach ziemlich genau der erkrankten Stelle an der rechten Hinterbacke des Thieres I. Ich will dieser Erscheinung eine nicht zu grosse Bedeutung beimessen, glaube sie jedoch hier hervorheben zu müssen. Von diesen erkrankten Hautstellen entwickelte sich das Leiden weiter, in der Regel fand ich nach 14 Tagen neue Hautcystchen dicht bei den bereits bestehenden, dagegen traten jedoch auch an entfernter liegenden Hautstellen frische Cystchen auf, jedoch viel seltner. Meine von vorn herein bestehende Vermuthung, dass nicht alle Neuinfectionen von Keimen, die in der Aussenwelt schmarotzen, herrühren könnten, sondern von erkrankten Hautdrüsen aus nach benachbarten gesunden Drüsen

Invasionen direct stattfänden, erhielt durch die beiden erwähnten Versuche eine festere Grundlage.

Gehen wir nun über zu Versuch III. Zu diesem Zweck wurde das Versuchsthier in einen andern Stall gebracht, der gut gereinigt und desinficirt worden war, und in welchem Coccidienkeime nicht vegetirten und hier die Entwicklung weiter beobachtet. Hier fiel mir nun sofort auf, dass das Leiden von den einmal inficirten Hautstellen aus sich ganz genau peripheriewärts weiter entwickelte wie in dem ersten Stall. Es nahmen die bereits bestehenden Hautcysten von Tag zu Tag zu, neue Cysten entstanden in gerade so kurzer Zeit wie früher, doch nur dicht bei bereits bestehenden, dagegen nicht an gesunden Körperstellen; hier war die Invasion also nicht so stark. Es musste also doch die früher stärker auftretende Invasion mit dem Wechsel des Aufenthalts des Versuchsthiere in Zusammenhang stehen, da eine andere Erklärung dafür nicht zu finden war. Es fragt sich also, ob bei einer Infection die Coccidien in dem Stall eine Weiterentwicklung durchmachen müssen, oder ob es auch möglich ist, dass sie ohne eine solche infectionsfähig sind und eine Invasion von einer Drüse auf die andere direct stattfinden kann. Ich glaube nach den gemachten Erfahrungen beides annehmen zu müssen. Denn es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass im ersten Stall eine grössere Anzahl Keime in infectionsfähiger Form vegetirten und deshalb die Invasion eine stärkere war, andererseits steht aber auch fest, dass im zweiten Stall, der übrigens täglich auf das sorgfältigste gereinigt und desinficirt wurde, die Weiterentwicklung von den einmal erkrankten Knäueldrüsen peripheriewärts sich weiter verbreitete, dabei aber eine Invasion von aussen her (Jauche, Stroh u. dgl.) als ausgeschlossen betrachtet werden kann. Ich will noch erwähnen, dass im ersten Stalle das Material einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen wurde, um vielleicht hier Coccidien-cysten oder Keime zu finden. Doch bei aller Mühe und Sorgfalt, die auch darauf verwendet wurde, waren im Stall keine Coccidienkeime zu finden. Damit soll nun nicht gesagt werden, dass in der That keine Coccidien in dem Stall waren, sondern darauf hingewiesen werden, wie schwer dieselben ausserhalb des Wirthsthiere zu finden sind, weil es sich ja nur um mit Sporen versehene Coccidiencysten handeln kann oder um Sporen mit reifen Keimen, und diese sind ja schon im Drüseninhalt äusserst selten, wie viel schwieriger sind sie in der Aussenwelt zu entdecken.

Um endlich zu sehen, ob vielleicht irgend ein Zusammenhang zwischen Kaninchengregarinose und der Coccidiose der Knäueldrüsen

bestände, brachte ich mehrere, theils ältere, theils jüngere Kaninchen in den zuerst benutzten Schweinestall, sowohl mit den Schweinen zusammen, als auch nach Entfernung derselben. Doch die Thiere fühlten sich alle sehr wohl, keinerlei Erkrankung, wie sie von den Forschern, die über Kaninchengregarinose schrieben, beobachtet wurden, konnte an den Thieren zu Lebzeiten wahrgenommen werden, trotzdem auch Fütterungsversuche mit den verschiedensten Alters- und Entwicklungsstadien gemacht wurden mit aus den Cysten direct entnommenem Inhalt. Auch einige Thiere wurden getödtet, secirt und mikroskopische Untersuchungen gemacht, doch waren Coccidien nicht zu finden. Zwischen Kaninchencoccidiosis und Coccidiosis der Knäueldrüsen besteht mithin kein Zusammenhang.

Um noch einen weitem Beweis dafür zu erbringen, dass es nicht nöthig ist, dass bei Invasionen von Coccidienkeimen diese in der Aussenwelt kürzere oder längere Zeit vegetiren, sondern dass gerade bei unserer Form von einmal erkrankten Schweissdrüsen aus Invasionen in benachbarte stattfinden, dadurch nämlich, dass die Keime aus der Schweisspore der erkrankten Drüse auswandern und durch die Schweisspore von benachbarten gesunden Drüsen wieder einwandern, will ich noch das Folgende anführen. Es wurden nämlich, um die directe Uebertragung von Thier auf Thier zu beweisen, Impfversuche vorgenommen mit Bläscheninhalt, direct entnommen und auf das Versuchsthier übertragen, und mit Formen, die vor der Ueberimpfung längere Zeit in der Aussenwelt (in sterilen Flüssigkeiten) gezüchtet worden waren. Obschon nun diese Experimente auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen können und die dabei gefundenen Resultate absolut nicht zu Schlussfolgerungen Anlass geben sollen, will ich dieselben doch kurz hier erwähnen, mögen sie zu weitem Studien in dieser Richtung hin Veranlassung geben.

Zu den directen Uebertragungsversuchen der Parasitenkeime von Thier auf Thier wurde ein Spanferkel von einigen Wochen als Object für die Untersuchungszwecke in einem Stall gehalten. Vom Versuchsthier A (so wollen wir das frühere Versuchsschwein, B das jetzige nennen) wurden von Hautcysten, die lebensfähiges Material enthielten und bei denen durch vorherige mikroskopische Untersuchung auch festgestellt worden war, dass sporenhaltiges Material vorhanden sei, auf Versuchsthier B Uebertragungen gemacht auf folgende Weise: Von einem Bläschen über 14 Tage alt wurde der Inhalt direct entnommen, indem ich einen kleinen Einstich mit einer ausgeglühten Platinnadel auf der Höhe des Bläschens machte und den Inhalt der Cyste ausdrückte und in ein kleines Uhrgläschen brachte. Die aus der Cyste

ausgedrückte Masse wurde darauf mit etwas Kammerwasser oder Eiweisslösung versetzt, nur zu dem Zweck, um ein grösseres Quantum Substanz zu haben. Dann wurde an verschiedenen Körperstellen der so zubereitete Blaseninhalt mit dem desinficirten Finger auf die Haut gebracht und leicht verstrichen. Im Ganzen hatte ich 18 derartige Versuche vorgenommen, alle auf dieselbe Weise und immer die Einreibungen an denselben Körperstellen (Hinterbacken, Zitzen, Kreuz, Ohren) mittels des gut desinficirten Fingers gemacht. Nach etwa 15 Tagen bemerkte ich, dass auf dem Kreuz an der linken Hinterbacke und am linken Ohr die bekannten rothen Pünktchen sich entwickelten, die nach und nach in die dem Schrotausschlag eigenthümlichen Hautcystchen übergingen. Im Ganzen waren es 3 Knötchen, je eins an den genannten Körperstellen.

Wenn ich annehmen darf, dass es mir bei den angegebenen Fällen in der That gelungen sei, den Parasiten von Thier auf Thier zu übertragen, könnte, da alle diese Uebertragungsversuche auf dieselbe Weise, mit derselben Sorgfalt und Genauigkeit vorgenommen wurden, für die negativ ausgefallenen Impfversuche keine andere Erklärung gegeben werden, als dass das hierbei verwendete Material nicht infectionsfähig war, denn es wurde selbstredend zu jedem neuen Impfversuch der Inhalt einer neuen Cyste genommen. Sollte jedoch an der Wahrscheinlichkeit gezweifelt werden müssen, dass es mir gelungen sei, den Parasiten von Thier auf Thier zu übertragen, so wäre nur die eine Möglichkeit vorhanden, dass die Infection schon vor meinen Impfversuchen bestanden hätte, was, da ich das Versuchsthier 4 Wochen lang vorher, d. h. vor den Impfversuchen genau beobachtete, ziemlich unwahrscheinlich ist. Auch hatte ich die Stellen, an denen ich die Uebertragungsversuche vornahm, durch Bestreichen mit Collodium gegen äussere Einwirkungen geschützt. Trotzdem soll nicht bestritten werden, dass vielleicht doch eine Einwanderung von infectionsfähigen Keimen habe stattfinden können.

Die zu dem Zwecke der Impfung beim Versuchsthier A angeschnittenen Hautcystchen degenerirten nun aber nicht, sondern hatten nach etwa 14 Tagen ihre frühere Gestalt fast wieder erreicht, da ja jeden Falls von den noch in den Epithelien schmarotzenden Formen die Weiterentwicklung, unbehelligt der dem Bläschen entnommenen Formen, ihren Fortgang nahm.

Sollten die von mir gemachten Versuche und Uebertragungen zu Schlussfolgerungen berechtigen, so wäre der Beweis dafür erbracht, dass Coccidienkeime, ohne in der Aussenwelt kürzere oder längere

Zeit vegetirt zu haben, aus einem mit infectionsfähigem Material versehenen Cystchen im Stande sind, eine Infection einer andern in der Regel benachbarten Drüse hervorzurufen. Die Einwanderung geschieht ohne Zweifel von der Schweisspore aus, und da die Infection an solchen Stellen der Haut besonders vorkommt, an denen sich die Thiere mit Vorliebe zu scheuern pflegen, ist es möglich, dass das Scheuern die Invasion der Coccidien begünstigt. Die Hauptsache ist jedoch die Eigenbewegung der Parasiten, mittels deren die Einwanderung in die Drüsen geschieht. Wenn nun aber in den Hautcysten sich Coccidienkeime vorfinden, die in der Umgebung eine neue Infection erzeugen können, ohne in der Aussenwelt eine Metamorphose durchgemacht zu haben, so muss auch angenommen werden, dass diese Coccidienkeime, ohne die Hautcyste, in der sie leben, überhaupt zu verlassen, in den Knäueldrüsen an noch unversehrten Epithelien zu frischen Infectionen Veranlassung geben können. Damit ist denn auch die Thatsache zu erklären, dass neben stark inficirten Drüsen andere liegen, an denen Invasionen von Coccidien nicht zu entdecken sind. Damit bringe ich ferner in Zusammenhang, dass der Schrotausschlag der Schweine chronisch verläuft, weil in einmal inficirten Drüsen die Weiterentwicklung stattfinden kann und auch, wie schon früher erwähnt, die Hautcysten nicht degeneriren, wenn man ihren Inhalt ausdrückt. Als Beweis dafür, dass die Annahme sehr unwahrscheinlich ist, „dass alle in den Epithelien schmarotzenden Protozoen von aussen her eingedrungen sind“, will ich noch anführen, dass bei einmal inficirten Drüsen, bei denen man eine Einwanderung sowohl als auch Auswanderung durch künstliches Verschiessen der Schweisspore (Collodium, Firniss u. dgl.) ausschliesst, die Weiterentwicklung stattfindet, die Schmarotzer sich vermehren. Zahlreiche daraufhin gemachte Versuche hatten alle dasselbe Resultat.

Um nun noch dafür einen Beweis zu erbringen, dass es auch Formen giebt, die, wie ich schon früher angab, bevor sie eine Infection erzeugen können, eine Metamorphose in der Aussenwelt durchmachen müssen, machte ich noch folgendes Experiment: Von dem Inhalt solcher Bläschen, die dem Anschein nach sporenhaltiges Material enthalten konnten, wurde ein Theil, selbstredend mit sterilen Instrumenten, in eine Flüssigkeit von abgekochten Pflanzentheilen gebracht, und nachdem sie hier kürzere oder längere Zeit vegetirt hatten, die Uebertragungsversuche auf dieselbe Weise vorgenommen wie bei der Ueberimpfung von Thier auf Thier, nämlich durch Einreiben mit dem gut desinficirten Finger. Ich entnahm solches Cystenmaterial, bei dem ich annahm, dass beschaltete resp. mit reifen Sporen oder Sichel-

keinen versehene Coccidien darin enthalten seien. Dieselben wurden dann theils bei Zimmertemperatur, theils bei niederer oder höherer Temperatur zu züchten versucht und dann Uebertragungen gemacht. 15 verschiedene Versuche, die ich machte, misslangen, und ich will auch deshalb nicht näher darauf eingehen.

Bekanntlich beträgt die Sporenbildung der im Wasser aufbewahrten Coccidien bei *Cocc. oviforme* nach KAUFFMANN 14 Tage, nach STIEDA 6 Wochen, nach LIEBERKÜHN Monate, nach REINKE u. WALDENBURG nur 4—5 Tage und noch kürzere Zeit. LEUCKART fand bei seinen Versuchen nach etwa 4 Wochen die ersten Exemplare mit Psorospermien. Nach etwa 8 Wochen hatten sämtliche Parasiten die Entwicklung durchgemacht. Doch geschah dies nur bei denjenigen Zuchtgläsern, die in Zimmertemperatur gehalten wurden, bei den übrigen, die kälter standen, ging die Entwicklung nicht so rasch vor sich. Wie lange Zeit die Formen von *Cocc. fuscum* zur Sporenbildung brauchen, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben. Ich habe nur zwei derartige Versuche gemacht, einen bei Zimmertemperatur, hier betrug die Sporenbildung nicht ganz 14 Tage, einen bei niederer Temperatur, hier dauerte die Sporenbildung über 3 Wochen. Ich will noch mittheilen, dass sich solches sporenhaltiges Material, resp. reife Sporen mit Sicheln lange Zeit in der Aussenwelt als infectionsfähig erhalten kann. Ausser dem bereits früher angeführten Fall (Erkrankung eines Schweins, welches 30 Tage, nachdem zwei an Schrotausschlag erkrankte Thiere aus dem inficirten Stall gebracht, in diesen kam) kann ich noch einen weitem anführen. In dem mit Coccidien inficirten Schweinestall kamen, nachdem dieser 45 Tage lang leer gestanden hatte, Erkrankungen von Schrotausschlag an zwei einige Wochen alten Ferkeln vor, bei denen eine frühere Infection gänzlich ausgeschlossen war.

Es wäre also, da es nach dem Gesagten ausser allem Zweifel steht, dass wir es bei der Bildung neuer Keime von *Coccidium fuscum* sowohl mit exogener als auch mit endogener Keimbildung zu thun haben, festzustellen, welche Formen zu ersterer und welche zu letzterer das Material liefern. Die Formen, die eine exogene Keimbildung durchmachen, so wie dies bei den meisten bekannten Arten beschrieben, sind wohl auch bei unsrer Form die Coccidien mit dicken glatten Schalen, die auf einer gewissen Stufe der Entwicklung im Innern aus einer homogenen Plasmamasse bestehen, in welcher 16 scharf contourirte, kuglige Sporen liegen, von denen oft ein Theil aus der Coccidie bereits ausgetreten ist. Diese Sporen, die in reifem Zustand, wie ich das bereits früher mittheilte, 2 Sicheln enthalten, gelangen für sich allein oder noch in der Cystenhülle in die Aussenwelt; in der Regel

entstehen die Sporen erst in der Aussenwelt, weshalb auch sporenhaltiges Material nur selten in den Hautcysten gefunden wird. Die Coccidien mit den früher bereits beschriebenen 16 Sporen liefern also das Material resp. die Sichelkeime für Neuinfektionen bei noch gesunden Thieren, die von den einmal inficirten Ställen dann in der Regel auszugehen pflegen; auch kann bei bereits inficirten Thieren an noch gesunden Hautstellen Infection durch diese erfolgen.

Welche Formen veranlassen nun endogene Keimbildung, resp. bringen die Autoinfektionen zu Stande?

Wie bereits im morphologischen Theil der Arbeit erwähnt, finden sich ausser den zuletzt genannten beschalteten Formen, die auf einer gewissen Stufe der Entwicklung in Sporen zerfallen, die dann wieder in Sichelkeime übergehen, noch zwei Entwicklungsformen der Parasiten in den Hautcysten ziemlich constant vor. Betrachten wir zunächst die erstere Form: Bei manchen Parasiten erreicht der Zelleib die vollkommen glatte Eiform nicht, derselbe ist vielmehr vollständig abgerundet, die Hüllhaut ist nur einfach contourirt, eine Schale, wie bei den ovoiden Formen, ist nicht ausgebildet. Wenn es nun auch nicht gelungen ist, alle Einzelheiten der bei diesen Formen vorkommenden Sporulation zu beobachten, was ohne Weiteres einleuchtet, wenn man bedenkt, dass es schon sehr schwierig ist, lebendes Material zu beschaffen, geschweige denn die Vorgänge in den Epithelien des Wirthsthieres selbst, wie dies doch bei allen übrigen bekannten Coccidienformen möglich ist, zu verfolgen, so habe ich doch diejenigen Stadien in der Entwicklung bereits früher besprochen, die besonders charakteristisch sind. So entstehen in den erwähnten Formen, wie früher bereits beschrieben, auf einer gewissen Stufe der Entwicklung durch Theilung des Kerns 8 Tochterkerne. Jeder Kern wird von einem hellern Hof umschlossen, indem sich der Plasmahalt um die Tochterkerne gruppirt, und es entstehen auf diese Weise 8 Tochterzellen, die als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste durchscheinen. Die einzelnen runden Plasmabezirke strecken sich nun in die Länge und nehmen an Dicke zu, indem sie sich von den benachbarten deutlich abgrenzen. Die Furchen, die je zwei benachbarte Keime scheiden, dringen in die Tiefe des ganzen Parasitenkörpers ein und trennen allmählich die einzelnen Keime von einander. Es entstehen so 8 sichelförmige Keime. Der Kern liegt in jeder der neu entstandenen Sichel in der Mitte der Längsaxe. Die Sichelkeime liegen gewöhnlich mit ihrer Längsaxe in einer und derselben Richtung, sind sehr scharf begrenzt, stark lichtbrechend und besitzen zwei deutliche Pünktchen in der Nähe der Pole. Diese Körperchen werden nun durch

allmähliche Verschiebung und den Druck, den sie auf die Cystenhülle ausüben, durch Zerreissung dieser Cystenhülle frei und gelangen in das freie Drüsenlumen und werden deshalb auch frei im flüssigen Inhalt der Bläschen gefunden.

Diese Gebilde, welche wir jetzt kennen gelernt haben, entsprechen denjenigen, die R. PFEIFFER (Protozoenforchung, Heft 1, 1892) bei *Coccidium oviforme* zuerst beobachtet hat. Dieser Autor hat dann die bis dahin unbekannte Art der Entwicklung als endogene Sporulation bezeichnet.

SCHAUDINN u. SIEDLECKI (Beiträge zur Kenntniss der Coccidien, 1897) untersuchten, um, wie schon erwähnt, die Kerntheilungsvorgänge, Sporulation und Entwicklung der Coccidien zu studiren, 2 Coccidienarten aus dem Darm des *Lithobius forcipatus*, nämlich *Adelea ovata* SCHNEIDER und *Eimeria schneideri* BÜTSCHLI.

Sie fanden hierbei, wie wir das bereits gesehen, Gebilde, welche mit den von R. PFEIFFER bei *Coccidium oviforme* beobachteten und oben erwähnten identisch sind, und belegten diese Theilungsproducte mit dem Namen „Makrogameten“ oder mérozoïtes de SIMOND.

Demnach können wir auch die bei *Coccidium fuscum* vorkommenden 8 Sichelkeime mit dem Namen „Makrogameten“ bezeichnen. Diese Makrogameten können nun auch in den Epithelien der Knäueldrüsen der Schweine wiederum eine Zelle inficiren, ohne in der Aussenwelt kürzere oder längere Zeit zugebracht zu haben. Sie besitzen sowohl das Vermögen, in den Epithelien von noch unversehrten Knäueldrüsen eine neue Infection hervorzurufen, oder sie gelangen, wie das durch meine bereits beschriebenen Versuche klargelegt worden ist, durch die Schweisspore aus der inficirten Drüse in diejenige einer benachbarten Hautstelle, um hier denselben Krankheitsprocess hervorzurufen. Das Eindringen der Makrogameten von *Coccidium fuscum* in die Epithelien des Wirthsthieres konnte ich bei unsern Formen aus leicht einzusehenden Gründen nicht beobachten, dagegen fand ich immer kurze Zeit nach der Infection die jungen Keime in den Epithelzellen der Knäueldrüse des Wirthsthieres.

Es kommen also auch bei *Coccidium fuscum* die Autoinfectionen durch die Makrogameten zu Stande.

Finden sich nun auch bei unsrer Parasitenform die Theilungsproducte, die SCHAUDINN u. SIEDLECKI zuerst gesehen und beschrieben und mit dem Namen Mikrogameten belegt haben?

Wir haben bei Betrachtung der Morphologie unsres Parasiten Formen kennen gelernt, die nur die Grösse von 15–20 μ erreichen.

Die Hüllhaut ist nur einfach contourirt, die glatte Eiform wird nicht erreicht. Durch Theilung des Zellkerns entstehen wieder Tochterkerne. Jeder dieser Tochterkerne wird von einem hellern Hof umschlossen, indem sich die Protoplasamasse um dieselben gruppirt. Die auf diese Weise entstandenen Plasmabezirke scheinen als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste hindurch (Fig. 12 b). Die Zahl dieser Kugeln ist jedoch hier bedeutend grösser, als wir es bei Bildung der Makrogameten gesehen haben. Durch denselben Vorgang, wie wir bei der Bildung der Makrogameten aus den Plasmakugeln kennen gelernt haben, gehen auch bei diesen Formen die als runde Kugeln durch die Oberfläche der Cyste hindurch scheinenden Plasmabezirke, von denen man 30—40 in einem Parasiten zählt, in eine der Zahl dieser Plasmabezirke entsprechende Menge kleinster Sicheln über. Damit müsste also auch für *Coccidium fuscum* das Vorkommen von Mikrogameten angenommen werden.

Welche Function fällt nun den Mikrogameten zu? Bekanntlich verdanken, wie dies bei andern Coccidienformen beschrieben ist, die Dauersporen ihre Entstehung einem Processe, der als Copulation bezeichnet werden kann. Es handelt sich hierbei um die Verschmelzung der aus den Makrogameten entstandenen erwachsenen Individuen mit den Mikrogameten. Ob auch die Bildung der Dauersporen bei unsrer Form auf dieselbe Weise zu Wege kommt, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen. Wohl habe ich bei meinen Untersuchungen Bildungen gefunden, die sicher dafür sprechen, doch sind genauere Beobachtungen, wie dies andre Autoren bei andern Formen beschrieben haben, nicht möglich gewesen, da die Entwicklungsvorgänge unsrer Coccidien ja in den Knäueldrüsen des Wirthsthiers ablaufen. Immerhin muss auch für *Coccidium fuscum* die Bildung von Dauersporen auf die Verschmelzung von Makrogameten mit Mikrogameten zurückgeführt werden.

SCHAUDINN u. SIEDLECKI's Beobachtungen scheinen demnach allgemein gültig für die Entwicklung der Coccidien zu sein. Alle seit 1897 erschienenen Arbeiten haben dieselben für die verschiedensten Coccidien bestätigt, und es ist ja auch nicht anzunehmen, dass ein Vorgang wie die Befruchtung bei so nahe verwandten Organismen bei einer Form vorkommen soll, bei der andern nicht. Ausser bei den erwähnten Formen hat SIEDLECKI, wie ich das ja auch bereits erwähnt, noch für andre Formen den Nachweis der Bildung von Makro- und Mikrogameten sowie der Entstehung von Dauersporen durch Befruchtung einer Makrogamete durch eine Mikrogamete erbracht, so für *Klossia octopiana*. Auch zeigte er den Befruchtungsvorgang bei *Coc-*

cidium proprium SCHNEID., bei welcher Form SIMOND die Makro- und Mikrogametenbildung beschrieben hatte.

Die Beobachtungen über den Generationswechsel der Coccidien wurden besonders noch durch die Arbeiten von LÉGER, HAGENMÜLLER, CAULLERY, SIMOND u. s. w. für andre Coccidien bestätigt. Sie stimmen völlig mit der alten Beobachtung von PFEIFFER überein, nur hat dieser Autor die Mikrogameten und Befruchtung bei *Coccidium oviforme* nicht erkannt, was jetzt auch durch die Arbeit von SIMOND: L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium. I. Évolution du Coccidium oviforme (in: Ann. Inst. Pasteur, 1897) geschehen ist. Ganz treffend sagt deshalb auch SIEDLECKI am Schlusse seiner Arbeit: Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche (in: Ann. Inst. Pasteur, 1898). „Ce fait, que nous croyons avoir bien mis en evidence, n'est nullement en opposition avec la théorie du dimorphisme évolutif émise par R. PFEIFFER, acceptée et prouvée par SCHUBERG, SIMOND, LÉGER la quasi unanimité des savants, qui se sont occupés de Coccidies. La théorie de R. PFEIFFER modifiée par les recherches récentes, présente donc une grande généralité.“

Dies sind die wichtigsten Mittheilungen, die ich über Bau, Lebensgeschichte und Entwicklung von *Coccidium fuscum* machen kann. Fassen wir die Resultate unsrer Untersuchungen noch einmal kurz zusammen, so wäre das Wesentlichste davon Folgendes: Auf die beim Schweine vorkommende Hauterkrankung, die veranlasst wird durch den von mir beschriebenen Parasiten, hat ZSCHOKKE-Zürich zum ersten Mal aufmerksam gemacht in seiner Arbeit: „Der Schrotausschlag des Schweins“, in: Schweiz. Arch. Thierheilkunde, V. 30, Heft 2, p. 72. Er belegte die Krankheit mit dem charakteristischen Namen „Schrotausschlag“ wegen der auffallenden Aehnlichkeit, „welche diese Krankheit mit in die Haut zur Hälfte eingesenkten Schrotkörnern verschiedener Grösse“ hat. Als Ursache der Krankheit sieht ZSCHOKKE einen Coccus an von reichlich $1\ \mu$ im Durchmesser, der nach GRAM gut färbbar, in ungeheuren Massen sowohl in den äussern Theilen der Bläschenwand als auch in den tiefern Epidermisschichten zu finden war. Diese Kokken geben nach ZSCHOKKE zu kolbenförmigen Einstülpungen der Epidermis in die Cutis Veranlassung. „Diese Epidermiswucherungen sollten in Folge von Abschnürung und allmählicher Höhlenbildung den Uebergang zu den grössern typischen Kapseln bilden.“ FRIEDBERGER u. FRÖHNER erwähnen in ihrem Lehrbuch der speciellen Pathologie und Therapie, 3. Aufl., V. 1, p. 604 den Schrot-

ausschlag in Kürze und stützen sich im Wesentlichen auf die Angaben ZSCHOKKE's. „Nach JOHNE“, so schreiben die Autoren, „hat man es mit einer multiplen Dermoidcystenbildung der Haut zu thun.“ Mit JOHNE übereinstimmend bezeichnet auch OSTERTAG in seinem Handbuch der Fleischschau die Krankheit als „multiple Dermoidcystenbildung“. KITZ zählt die Erkrankung nach seinem Lehrbuch der pathol.-anatom. Diagnostik, V. 1, p. 140 zu den Epidermiscysten oder Atheromen kleinsten Kalibers und erwähnt hierbei ZSCHOKKE's Befunde. „Auch SIDAMGROTZKI, welcher von einem Hautstück 500 derartiger Cysten zählte, erkannte ihnen den Charakter der Dermoides zu.“ BONNET beschrieb seiner Zeit in den Anatomischen Heften unter der Bezeichnung „Hypotrichosis congenita universalis“ einen Fall von Hemmungsbildungen der Haare bei einem 9 Monate alten, scheinbar haarlosen Ziegenlamm. „Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich überall Haare, welche aber die abnorm dicke Epidermis nicht durchbrochen hatten.“ Als Analogon jener congenitalen Hemmungsbildung von Haaren fasst LUNGERSHAUSEN in seiner 1894 erschienenen Inaugural-Dissertation den Schrotausschlag der Schweine auf und bezeichnet das Leiden als „Hypotrichosis localis cystica“. Im Jahre 1895 gelang es nun OLT, in den Hautcysten der am Schrotausschlag leidenden Thiere eine neue Coccidienart nachzuweisen, die er *Coccidium fuscum* nannte und als Erreger dieses Leidens ansieht. Er bezeichnet das Leiden als Coccidiosis der Knäueldrüsen, als Spiradenitis coccidiosa suis. Nach den von mir gemachten und in Vorstehendem beschriebenen Untersuchungen kann es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass OLT's Auffassung über die Entstehung des Leidens die richtige ist.

Was die von OLT entdeckte und mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegte Parasitenform anbelangt, so muss sie wohl zu den Coccidia LEUCKART gerechnet werden, doch muss die Frage, in welche Familie oder Gattung unsere Form einzureihen wäre, vorerst noch offen bleiben, da durch die neuern Untersuchungen das bisherige System der Coccidien wesentlich verändert werden muss. Mit *Coccidium oviforme*, dem Erreger der Kaninchengregarinose, ist unsere Form nicht identisch. Dies zeigt ohne Weiteres ein Vergleich der morphologischen Verhältnisse unseres Parasiten mit denen durch SIMOND's Untersuchungen (L'évolution du Coccid. oviforme, 1897) bekannt gewordenen. Es waren ja auch, wie ich dies in einem früher beschriebenen Versuch ausführlich dargelegt habe, die beim Schwein gefundenen Formen auf Kaninchen nicht zu übertragen. Eben so wenig ist die zuerst von OLT entdeckte und in den Knäueldrüsen des

Schweins schmarotzende Form identisch mit den von JOHNE, resp. OSTERTAG in der Leber des Schweins gefundenen Formen. Es geht dies deutlich hervor aus der Gegenüberstellung und Vergleichung beider Formen mit einander, wie ich dies früher bereits im morphologischen Theil der Arbeit gethan habe. *Coccidium fuscum* ist sowohl beträchtlich kürzer als auch schmaler als die JOHNE'sche Form. Bei sämmtlichen Fällen von Schrotausschlag, die mir zu Gesicht gekommen, habe ich jedesmal auch eine eingehende Untersuchung der Leber des an Schrotausschlag erkrankten Schweins vorgenommen, nie konnte ich jedoch an diesem wie auch an einem andern Organ des betreffenden Thiers irgend eine Veränderung constatiren. Auch konnte ich, trotzdem ich mehr als hunderttausend Lebern von Schweinen nach der Schlachtung daraufhin untersuchte, die cystoide Degeneration, die JOHNE beschreibt und die auch OSTERTAG ziemlich häufig gefunden hat, nicht constatiren. Was die weitere bisher beim Schwein gefundene und bekannte Form *Coccidium zürni* anbelangt, so kann diese ebenfalls nicht mit unsrer Form identificirt werden, so lange nicht eingehendere Untersuchungen über diesen Parasiten vorliegen.

Wenn ich nun zum Schluss nach den von mir gemachten und eingehend beschriebenen Studien und Versuchen die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfasse, so komme ich, unter Berücksichtigung der in der Literatur vorgefundenen Zusammenstellungen, zur Aufstellung folgender, durch die oben gemachten Ausführungen erwiesener Thesen:

Die von OLT entdeckten, mit dem Namen *Coccidium fuscum* belegten Parasitenformen stellen die Vertreter einer neuen, in die biologische Gruppe der Coccidia LEUCKART gehörigen Species dar.

Sie sind als die Erreger des sogenannten Schrotausschlags beim Schweine (*Spiradenitis coccidiosa suis* von OLT bezeichnet) zu betrachten. Mit *Coccidium oviforme*, dem Erreger der Kaninchengregarinose und den übrigen, bisher beim Schwein gefundenen und beschriebenen Formen, und zwar den von JOHNE und ZÜRN aufgeführten, sind sie nicht identisch. Die Coccidien leben in den Epithelien der Knäueldrüsen des Schweins, so lange sie noch in der Entwicklung begriffen sind. Man findet sie jedoch auch und zwar besonders ältere Entwicklungsstadien frei im Drüsenlumen und Blaseninhalt; es ist wahrscheinlich, dass die Weiterentwicklung der Keime an das Eindringen in die Epithelien der Knäueldrüsen gebunden ist. Die Einwanderung der Parasiten in die Knäueldrüse geschieht von der Schweisspore aus und zwar vermittelt der Eigenbewegungen der Parasiten an denjenigen Körperstellen, an denen sich die Schweine mit Vorliebe zu

scheuern pflegen. Die Parasiten vermehren sich sowohl durch exogene als auch durch endogene Keimbildung.

Das Material für die exogene Keimbildung liefern die Dauersporen. Durch diese wird die Ansteckung bei den Thieren erzeugt, die in Ställe gelangen, in denen die Parasiten oder lebensfähige Keime schmarotzen; auch kann Infection bei bereits inficirten Thieren an noch gesunden Hautstellen erfolgen.

Durch die in Folge endogener Keimbildung entstandenen Sichelkeime oder Makrogameten erfolgt in bereits inficirten Knäueldrüsen directe Infection von bis dahin unversehrten Epithelien. Die Makrogameten können aber auch durch die Schweisspore nach aussen in benachbarte Knäueldrüsen einwandern und diese inficiren.

Coccidium fuscum bildet auch Mikrogameten, und es muss auch für unsere Formen angenommen werden, dass die Dauercysten durch eine Verschmelzung der aus den Makrogameten entstandenen erwachsenen Individuen mit den Mikrogameten entstehen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Fig. 1. Schnitt durch eine Schweissdrüse bei schwacher Vergrösserung. Coccidieninfection in den Epithelzellen. Lumen der Drüse cystisch erweitert.

Fig. 2. Schnitt durch eine Schweissdrüse, deren Lumen cystisch erweitert ist, bei stärkerer Vergrösserung. 2a in mehreren Epithelien sitzen Coccidien; 2b Epithelzellen mit mehreren Parasiten (Mehrlingsinfection); 2c isolirte Epithelzellen mit Coccidien.

Fig. 3. Schnitt durch eine Hautcyste. Geschichtetes Epithel.

Fig. 4. Schnitt durch eine Schweissdrüse, mit Hämatoxylin gefärbt, bei 4a Parasiten im Epithel braun; 4b Zellkerne der Epithelien blau.

Fig. 5. Verschiedene Coccidienformen mit Pseudopodien.

Fig. 6. Schnitt durch eine cystisch erweiterte Schweissdrüse. Parasiten im Lumen der Drüse. Schwache Vergrösserung.

Fig. 7. Schnitt durch eine cystisch erweiterte Schweissdrüse. Parasiten im Lumen der Drüse. Stärkere Vergrösserung.

Fig. 8. Schnitt durch eine cystisch erweiterte Schweissdrüse. Zahlreiche Parasiten im Lumen.

Fig. 9. Verschiedene Entwicklungsformen von beschalteten Coccidien. Dauercysten.

Fig. 10. Verschiedene Entwicklungsformen von aus Dauercysten entstandenen Sporen.

Fig. 11. Bildung der Makrogameten.

Fig. 12. Bildung der Mikrogameten.

The Pseudobranchial Circulation in *Amia calva*.

By

Edward Phelps Allis jr.

With Plate 6.

Shortly before FRIEDRICH MÜLLER's work "Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der 'Pseudobranchie' und ihre Umgebung bei *Lepidosteus osseus*" was published, I had sent to the press the manuscript of the following article in much the form in which it now appears. Unfortunately this manuscript was lost in transit, but I did not know of it until nearly a year later, when I wrote asking why it had not yet been published. The manuscript having been lost I decided, because of MÜLLER's work, not to publish anything relating so entirely to this especial subject. In going over the work again, I find, however, that it forms a somewhat important chapter in my work on *Amia*; and that, moreover, as my observations relate to a different fish, there is nearly as much reason for their publication now as there was before the appearance of MÜLLER's paper.

My attention was first especially drawn to this subject, incidentally, while studying the development of the skull in 12 mm embryos of *Amia*, where I noticed that there was no perceptible arterial connection between the pseudobranch and the external carotid artery. As this connection was found to be wanting in all my series of sections of that age I concluded that it could not be due simply to some effect of reagents, or to some defect in the sections, and I was accordingly led to examine certain older and younger stages, and finally to investigate the subject as fully as the material I had at the time at my disposal would permit. This material, in so far as it related to the earlier stages in the development of the pseudobranchial arteries, was most incomplete and imperfect, but I did not then, and have not now, attempted to make additional preparations, as the results obtained seem to me sufficiently definite without them and their pre-

paration and proper examination would too much retard other work I have in progress.

The investigation covers stages of *Amia* ranging from an embryo 6 mm long to a larva 50 mm in length. Of several important stages reconstructions were made, from camera drawings, but as these reconstructions were based on base lines arbitrarily assumed, only one of them is reproduced, that of a 12 mm embryo. The others seem more or less distorted, but that, naturally, does not seriously affect their value in so far as the general relations and connections of the arteries with each other are concerned.

In 12 mm embryos of *Amia* the fish has already passed the embryonic condition, and as I am much more familiar with this larval condition than with the earlier, embryonic ones, I shall first fully describe it and then simply note the differences found in older and younger ones. A series of figures are given, representing, in a purely diagrammatical manner, the disposition of the arteries at several stages in their development. Similar figures are given showing the arteries at three different stages of their development in *Lepidosteus*, as given by MÜLLER, and in one stage of their development in Selachians, as given by DOHRN.

The general level of the dorsal surface of the mouth cavity, in 12 mm larvae of *Amia* is, in the region of the pseudobranch, nearly horizontal. The mucous, lining membrane of the lateral wall of the cavity here lies immediately internal to the inner surface of the pterygo-quadrate cartilage, and the lateral surface of the cavity, on each side, joins the dorsal surface at an angle which is only slightly larger than a right angle. This angle, formed where the two surfaces unite, forms the dorso-lateral edge of this part of the mouth cavity, and here runs forward and mesially at about 45° to the mid-vertical plane of the body. Parallel to it, and distant from it by only about one tenth of the full width of the dorsal surface of the cavity, is the oral opening of what WRIGHT (9) has called the pseudobranchial chamber. This opening has two distinctly different portions, an anterior portion lying directly ventral to the pseudobranch, and a posterior portion lying posterior to that organ. The anterior portion is relatively large at the level of the dorsal surface of the mouth cavity, but it soon contracts to a narrow slit-like opening which leads directly into the pseudobranchial chamber. The posterior portion is wider than the anterior one and is the ventral opening of a large deep groove, or channel, with nearly parallel sides and a rounded bottom. The dorsal part, or bottom, of this channel is di-

rectly continuous, at its anterior end, with the hind end of the pseudobranchial chamber, while at its posterior end it opens into the anterior end of the first branchial cleft. In each of the three specimens examined, in serial sections, at this stage of development this channel had much more the appearance of an anterior prolongation of the first branchial cleft, than that of a posterior continuation of the pseudobranchial cleft or chamber. In one of the three specimens, cut in horizontal sections, this appearance was especially marked; the channel, in these sections, running at first mesially and backward, around the anterior end of the adductor hyomandibularis muscle, nearly at right angles to the general direction of the pseudobranchial chamber, and then curving gradually backward and laterally into the first branchial cleft. In a second specimen, cut in transverse sections, and of which a model was made, this change of direction in the two parts of the cleft was not nearly so marked. When examined, unsectioned, under a dissecting microscope, the narrow, slit-like part of the pseudobranchial opening is not easily recognised. The posterior part of the opening is, however, large, and forms a deep pocket leading forward from the anterior wall of the first branchial cleft, near its anterior end, and from the adjoining dorsal surface of the mouth cavity.

The anterior part of the oral opening of the pseudobranchial cleft is thus, in 12 mm larvae of *Amia*, a relatively large, V-shaped groove on the dorsal surface of the mouth cavity, opening, by a slit-like aperture along its dorsal edge, directly into the pseudobranchial chamber. This V-shaped groove begins at the hind end of the pseudobranch, and extends forward somewhat beyond the anterior end of the slit-like opening that leads into the pseudobranchial chamber. At the hind end of the pseudobranch the groove becomes abruptly enlarged and deepened, and, as a wide and deep, rounded groove, forms the posterior portion of the opening of the cleft, opening not only onto the dorsal surface of the mouth cavity, but also, posteriorly, into the anterior end of the first branchial cleft. In the adult, as shown in one of my earlier works (1, fig. 60), the slit-like part of the opening has entirely disappeared, and the pseudobranchial cleft opens on the anterior wall of the first branchial cleft, near its anterior end, by a relatively small, round, or oval opening which is not seen unless the parts are here pressed somewhat apart. From this opening a short canal leads forward into the pseudobranchial chamber. The slit-like part of the opening found in 12 mm larvae thus evidently becomes entirely closed, as the animal develops, by the coalescence

of its lips from before backward; and then the open channel that forms the posterior part of the opening in larvae either becomes converted into a closed canal by a continuation of the same process, or it is pushed backward and upward onto the anterior surface of the first branchial cleft. Different stages in this process are readily seen in larvae of different ages. In other words, the pseudobranchial chamber, which, in 12 mm larvae, opens directly into the mouth cavity by a slit-like opening which extends the full length of the pseudobranch, and, posteriorly, is continuous with an open groove which opens partly into the mouth cavity and partly into the first branchial cleft, opens, in the adult, into the anterior end of the first branchial cleft alone, by a rounded or oval opening. Whether the open groove in 12 mm specimens actually represents a part of the spiracular cleft, or not, I have not attempted to investigate. I treat it as such, as others have done before me.

The pseudobranchial chamber, in 12 mm larvae, is a long and tall, but narrow space which extends upward and laterally along the lateral surface of the skull, at an angle of about 45° to the general horizontal level of the dorsal surface of the mouth cavity in its vicinity. In it the limits of the two parts described by WRIGHT as the pseudobranchial chamber and the diverticulum of that chamber, or spiracular cleft properly so-called, can not be easily distinguished. What is probably the chamber, as defined by him, has its widest portion immediately dorsal to the pseudobranch, and is wider posteriorly than anteriorly. Its anterior end extends forward slightly beyond the anterior end of the pseudobranch, and also slightly beyond the anterior end of the slit-like aperture that leads from the chamber into the mouth cavity. Posteriorly the chamber slopes gradually downward and backward to the anterior edge of the adductor hyomandibularis muscle, which marks its posterior limit. The dorsal diverticulum is but slightly developed, at this age, as a perceptible cleft, but a cord of sensory and other tissue, in which the diverticular cleft will later develop, projects upward and laterally from the pseudobranchial chamber somewhat anterior to its middle point. In later stages, where the diverticulum, as a cleft, is more developed, the sensory part of this cord of tissue, which forms the spiracular sense organ of WRIGHT's descriptions, is seen to lie along the anterior edge of the diverticulum, and along its postero-mesial wall posterior to its anterior edge. In 12 mm larvae this cord or line of tissue lies anterior to the dorsal end of the hyomandibular, and in the specimen cut in transverse

sections it was already partly enclosed in the cartilage of the skull, a cartilaginous process of the postorbital process of the skull projecting backward along the lateral surface of the tissue. In the specimen cut in horizontal sections this process of cartilage was not developed, and the dorsal end of the diverticular tissue lay entirely outside the cartilage of the skull. As the cartilage of the skull is thus seen to grow backward instead of forward around the diverticulum, it seems improbable that the direct and active cause of the occlusion of the spiracular cleft, in *Amia*, is the anterior translation of the dorsal end of the hyomandibular, as SAGEMEHL (8) and WRIGHT conclude.

The sense organ of the diverticulum of the pseudobranchial chamber of *Amia* is, as is well known, innervated by a branch of the ramus oticus facialis. This would seem to indicate that the diverticulum is the homologue of the "auditory diverticulum of the spiracle in *Mustelus* and other Selachians", and it is so considered by WRIGHT, from whom the above quotation is made. This auditory diverticulum of Selachians has lately been considered by HOFFMANN (4) as a remnant of a pre-spiracular cleft. Nothing whatever, in *Amia*, in the development of the cleft and diverticulum themselves, and wholly apart from any significance that may be attached to their relation to the ramus oticus, indicates, so far as I can see, that the diverticulum is such a structure.

The pseudobranch of *Amia* lies, as is well known, in the antero-lateral wall of the pseudobranchial cleft. In 12 mm larvae it is so slightly developed that it is not as yet a determinate organ. It lies close against the wall of the cleft, and its limits are so poorly defined that it is difficult to recognise where the tissue of the organ begins and the simple epithelium of the lining of the cleft ends. It lies along the mesial surface of what may be described as a roll or bolster of the tissues of the region, this bolster forming the antero-lateral lip of the pseudobranchial cleft, and, projecting into it, nearly closing it. The pseudobranchial chamber lies immediately dorsal to this bolster. The bolster is much more strongly developed in older larvae, while in the younger embryos examined it did not exist, the entire cleft there being a simple wedge-shaped diverticulum of the mouth cavity.

The pseudobranch lies, in 12 mm larvae, throughout its entire extent, anterior or antero-ventral to the dorsal portion of the hyomandibular. The deep groove, or pocket, that connects the cleft with the first branchial cleft extends backward internal to the hyomandi-

bular. The pseudobranch thus lies, at this stage of its development, and also in younger stages, nearer the dorsal edge of the pterygoquadrate cartilage than the anterior edge of the hyomandibular. Its hind end lies immediately in front of the anterior edge of the adductor hyomandibularis muscle.

Along the entire length of the ventral edge of the pseudobranch there is, in 12 mm larvae (Figs. 5 and 11), a large and uninterrupted arterial vessel, which receives several branches from the forming tissues of the organ. Along the dorsal edge of the organ there is no such continuous vessel, but there were, in certain of the transverse sections, large venous or arterial spaces, whichever they may be, which seemed to indicate that such a vessel was there in process of formation. The ventral arterial vessel extends both forward and backward of the region occupied by the pseudobranch. The anterior continuation of it is the efferent pseudobranchial artery of WRIGHT's descriptions, and it was similarly designated in my own descriptions. The posterior continuation of it is certainly, at this age, the afferent artery of the organ. It is not described by WRIGHT, and was not noticed by me in the more advanced larval stages examined in connection with my earlier work, probably because my attention was wholly directed to the arteries that entered the orbit.

The efferent artery runs forward and mesially, at first along the antero-lateral wall of the pseudobranchial cleft, and then, anterior to the cleft, ventro-lateral to the basal part of the chondrocranium, in the tissues immediately internal to the lining membrane of the dorsal surface of the mouth cavity. The basal part of the chondrocranium is here represented, in 12 mm larvae, by two wide longitudinal strips of cartilage, one on each side of the head, the mesial edges of the two strips inclining downward and mesially and being separated from each other by the anterior end of the hypophysial fenestra, which, at this age, is relatively much larger than in the adult. The ventro-mesial edge of each of these strips of cartilage lies close against the lining membrane of the brain. The dorsal edge inclines outward from the brain, and leaves a certain space between it and the brain which represents a part of the upper, lateral chamber of the eye-muscle canal of the adult. Slightly in front of the anterior edge of the lateral wing of the parasphenoid each of these strips of cartilage is cut out, on its ventro-mesial edge, by a large notch which extends postero-laterally into the cartilage and represents the united internal carotid and efferent pseudobranchial foramina of the adult (1, fig. 10). The

anterior and lateral edges of this notch are formed by that part of the strip of cartilage that lies slightly removed from the brain. The posterior, or postero-mesial edge is formed by that part of the cartilage that lies closely against the brain. As the notch extends postero-laterally into the strip, the posterior edge of the notch here forms a small process directed forward. On this process the recti muscles, with the exception of the rectus externus, have their insertions. This edge of the notch, on each side of the head, thus represents, at this age, a lateral part of the transverse, cartilaginous, basisphenoidal bar of the adult, the two parts of the bar not being in any way directly connected with each other across the under surface of the brain. Slightly in front of the notch the lateral parts of the two strips become united under the brain and form a continuous, transverse, cartilaginous basis cranii.

The efferent pseudobranchial artery, running forward and mesially, anterior to the pseudobranchial cleft, passes along the external surface of the lateral wing of the parasphenoid, and, in front of that wing, runs dorsal to the ramus palatinus posterior facialis, as already described, for older stages, in my earlier work. In front of the latter nerve the artery reaches the notch, above described, that represents its own foramen united with that of the internal carotid, and passes upward and forward through it, lying slightly dorso-lateral to the internal carotid and receiving from that artery a relatively large and important communicating branch. Immediately anterior to this communicating branch the efferent pseudobranchial artery turns rather sharply upward, forward and laterally, the communicating branch thus being given off at the summit of a sharp bend in the efferent artery. The latter artery then enters the hind end of the orbit, and there has the course already described in the adult, in my earlier work, but it lies relatively much farther from the nervus opticus than in the adult, entering the eye-ball with the ciliaris brevis considerably posterior to the point where the opticus enters it.

Immediately posterior to the pseudobranch the posterior continuation of the efferent pseudobranchial artery turns sharply laterally, and running slightly downward and backward passes outward in the angle between the anterior edge of the hyomandibular cartilage and the posterior edge of the pterygo-quadratus. There, in the specimen cut in transverse sections, it turned downward along what seemed to be the lateral surface of the pterygo-quadratus, this cartilage and the hyomandibular here being so continuous that it was impossible to

satisfactorily determine where one ended and the other began. In the specimen cut in horizontal sections, and which was doubtless slightly older than the other, the two cartilages were distinct and separate, and the artery was seen to pass outward in a narrow space between the hind edge of the pterygo-quadrato and the anterior edge of the hyomandibular. It then turned downward external to the anterior edge of the hyomandibular and immediately posterior to the pterygo-quadrato, which latter cartilage here slightly overlapped externally the former, the artery thus lying in an angle between the adjoining edges of the two cartilages.

While in this position, and at a level ventral to the point where the ramus hyoideus facialis leaves the truncus hyoideo-mandibularis facialis, the artery sends a branch backward, internal to the ramus mandibularis externus facialis, but external to the ramus mandibularis internus facialis. Running backward along the external surface of the hyomandibular this branch reaches the hind edge of that element, slightly dorsal to the epihyal. There it gives off two branches one of which turns upward and the other downward along the hind edge of the hyomandibular, the latter branch passing over to the postero-lateral surface of the epihyal, and then to the internal surface of the postero-ventral edge of the ceratohyal, where it was traced downward a certain distance in the hyoid arch. The remainder of the main branch continues backward along the inner surface of the gill cover, and soon breaks up into several branches, certain of which seemed to connect with the afferent artery of the gill cover, to be later described, though this connection could not be definitely established.

After giving off this posterior, opercular branch, the main artery continues downward and forward in the angle between the hind edge of the pterygo-quadrato cartilage and the lateral surface of the hyomandibular, lying between the two mandibular branches of the facialis. Before reaching the horizontal level of the dorsal edge of the ceratohyal, the artery turns sharply backward, along the outer surface of the hyomandibular cartilage, and reaches the antero-mesial surface of the epihyal, which element at this age is relatively much larger than in the adult. The artery must here cross that part of the hyomandibular cartilage where, in the adult, is found the interspace of cartilage between the osseous hyomandibular and symplectic. From the point where the artery turns sharply backward a branch is sent downward and forward, as a direct continuation of the artery above that point, and was traced, external to the hind end of MECKEL's cartilage, into the mandible.

The main part of the artery, on reaching the antero-mesial surface of the epihyal, turns downward, and, passing external to the ligamentum mandibulo-hyoideum, reaches the antero-lateral surface of the ceratohyal near the proximal end of that element. From there it continues downward and forward, along the dorso-anterior edge of the ceratohyal, and, beyond the distal end of that element, continues along the lateral surface of the hypohyal to its anterior end, where it turns inward around the anterior end of the element, and then backward along its ventral surface. In this part of its course it passes between the surfaces of insertion of the hyohyoideus and sternohyoideus muscles, lying mesial to the former and lateral to the latter. Having reached the posterior edge of this part of the ventral surface of the hypohyal it turns sharply upward behind that element and enters the base of the first branchial arch, lying ventral to the hypobranchial of the arch and mesial to the efferent artery of the arch, near its anterior end. It then turns forward a short distance and then laterally, and joins the anterior end of the efferent artery of the arch. It is thus a direct continuation of that artery. In two of the specimens examined, one cut in transverse and the other in horizontal sections, it was impossible to tell, definitely, whether the artery did or did not here have also a communication with the afferent artery of the same arch. In the third specimen, cut in longitudinal vertical sections, there was certainly no trace whatever of such connection. At the point where the artery turns sharply upward to enter the first branchial arch it lies but a short distance from the afferent artery to the gill cover, to be later described.

This postero-ventral prolongation of the efferent pseudobranchial artery of 12 mm larvae of *Amia* thus has, in its dorsal portion, the same relation to the cartilage of the palato-quadrate arch that the branchial arteries have to the cartilages of their respective arches; that is it lies along the external surface of a part of the cartilage of the mandibular arch, that external surface being naturally directed backward because of the folding backward of the entire arch. In its ventral portion the artery acquires relations to the hyoid arch, but it there lies anterior to the cartilage of the arch and not posterior to it, and it passes, in its course, external to the ligamentum mandibulo-hyoideum. It thus has a position that it could naturally acquire by simply slipping backward, off the hind edge of the mandibular cartilages, as the cleft between these cartilages and the hyoid cartilages was closed. In its extreme ventral portion the artery is the arteria

hyoidea of WRIGHT's descriptions of the fish. Of this artery WRIGHT says (9, p. 498) that it "does little more than supply blood to the extremely large thyroid and certain other structures on the ventral aspect". In both its ventral and its dorsal portions the artery seems to correspond closely, in general position, to the artery usually described in Teleosts as the arteria hyoidea, but to which MAURER (6) has given the name arteria hyo-mandibularis. This artery is, however, I believe, always said to perforate both the hypohyal and the hyomandibular, neither of which are perforated by the artery of *Amia*. The artery in these Teleosts thus has, in its dorsal portion, the course of a venous vessel in *Amia*, that is described below, but this may not be of importance, as in *Scomber* the artery passes anterior to the hyomandibular, as has been fully set forth in a work I have now in press. The artery, in 12 mm embryos of *Amia*, is certainly the afferent artery of the pseudobranch, and it is, at that age, the only direct and continuous afferent vessel of the organ. As it arises, in still younger embryos of *Amia*, from the ventral arterial trunk, and not from the efferent artery of the first branchial arch, and as it is replaced, in older larvae than 12 mm ones, by another and totally different afferent artery, I shall, to prevent confusion, hereafter refer to it as the primary afferent pseudobranchial artery.

Associated with this primary afferent pseudobranchial artery, and closely following it in the middle part of its course, there is, at this age, a large venous vessel. Dorsally this venous vessel connects, through the facial canal through the hyomandibular, with the large venous vessel that lies along the dorsal surface of the adductor hyomandibularis muscle, in the angle between the dorsal end of the hyomandibular and the lateral surface of the skull. An anterior prolongation, or branch, of the vessel accompanies the primary afferent pseudobranchial artery around the anterior edge of the hyomandibular to the hind end of the pseudobranch and there disappears.

In addition to the primary afferent pseudobranchial artery, above described, there is, in *Amia*, another afferent vessel that certainly, in 12 mm larvae, transmits blood a large part of which, at least, is destined to reach the pseudobranch and, beyond that organ, to traverse the efferent pseudobranchial artery. This second afferent pseudobranchial current is not, however, a continuous one, being transmitted by ventral and dorsal vessels separated by a capillary region. The ventral vessel has already been referred to as the afferent artery to the gill cover, an artery that was wholly overlooked by WRIGHT, for

that author says that there is, in *Amia*, "no trace of an afferent branch from the ventral arterial trunk to the hyoidean arch". This is an evident oversight on this author's part for such a branch is found in all stages of the fish that I have examined, from embryos 7 mm in length up to larvae of 50 mm. In the adult I have not looked for it, but I do not doubt that it exists at that stage also.

In 12 mm larvae this afferent artery to the gill cover arises, with its fellow of the opposite side of the head, as a median trunk, from the ventral aspect of the anterior end of the truncus arteriosus, between the points where, on each side, the afferent artery of the first branchial arch is given off. This median trunk separates at once into two parts each of which first runs downward, forward, and slightly outward, on its own side of the head, between the sternohyoideus and branchiomandibularis muscles, lying mesial to the former and lateral to the latter. It soon reaches the dorsal surface, or mesial edge, of a tendinous formation that edges the mesial edge of the anterior part of the hyohyoideus muscle of its own side of the head. This tendinous edge of the hyohyoideus muscle is formed by the fusion of the lateral part of the muscle of its own side of the head with the tendinous anterior end of the mesial part of the muscle of the opposite side, the tendon of this latter muscle here crossing the middle line of the head. Lying in this position the artery turns forward, and when it reaches, approximately, the transverse level of the hind edge of the hypohyal, it passes downward along the mesial edge of the hyohyoideus and then laterally across the ventral surface of the muscle, the muscle here being almost entirely tendinous. Having reached the lateral edge of this tendinous part of the muscle the artery passes slightly upward and then backward and reaches the dorsal surface of the muscular part of the hyohyoideus of its own side of the head, lying between that muscle and the ventro-mesial aspect of the ceratohyal. Continuing backward it enters the gill cover, where it recedes gradually and continuously from the ventro-mesial edge of the ceratohyal, lying always immediately dorsal to the hyohyoideus muscle, between it and the internal epithelial lining of the gill cover. Posteriorly its branches could not be satisfactorily traced, but it seemed almost certain, as already stated, that certain of them connected directly with the terminal branches of the posterior, or opercular branch of the primary afferent pseudobranchial artery. That there is also an extensively developed capillary connection between the two arteries is evident.

The common carotid artery, in 12 mm larvae, arises, as it does in older larvae and in the adult, from the efferent artery of the first branchial arch, as that artery curves mesially and backward to join, first the efferent artery of the second branchial arch and then, united with that artery, the anterior end of the median, dorsal aorta. The lateral halves of the dorsal aorta have thus, at this age, not yet united as far forward as the second branchial aortic arch. In 35 mm specimens the union extends forward beyond that arch, as shown in fig. 28 of my earlier work.

Running forward the common carotid, in 12 mm larvae, soon separates into its two portions, the external and internal carotids. The external carotid is, at this age, much the smaller of the two, and traverses at once its small foramen, which leads into the upper, lateral chamber of the eye-muscle canal. Here the artery runs forward, upward, and laterally close against the inner surface of the cartilage of this part of the skull, between it and the ventro-lateral surface of the large trigemino-facial ganglion, gives off one or more branches, and reaches the ventral edge of the trigeminal foramen. There it turns laterally, through the trigeminal foramen, and passes dorsal to, and close to, the extreme anterior end of the pseudo-branchial chamber. It then runs downward and laterally, close to the ventro-posterior aspect of the truncus trigeminus, and reaches the mesial surface of the anterior edge of the superficial division of the adductor mandibulae. There it continues onward but was not further traced. It is thus, in its distribution, a mandibular or maxillary vessel.

The internal carotid, after its separation from the external carotid, runs forward and slightly mesially along the ventral surface of the cartilaginous cranium, lying immediately lateral to the lateral edge of the parasphenoid. It is here accompanied by the pharyngeal branch of the nervus glossopharyngeus, the nerve lying immediately mesial to the artery. Continuing forward, both structures pass postero-ventral to the ramus palatinus facialis as that nerve issues from its foramen, and beyond the foramen lie immediately mesial to the nerve. In the adult the artery and its two associated nerves here lie in the posterior portion of the so-called palatine canal of my descriptions, between the parasphenoid and the base of the chondrocranium. In the 12 mm larva cut in transverse sections, the pharyngeal branch of the glossopharyngeus alone, of the three structures, here lay internal to the parasphenoid, on one side of the head, while on the other side the carotid artery

also had been partly covered by the growing lateral edge of the bone. Slightly farther forward all three structures pass internal to, that is dorsal to, a line of tissue that represents the as yet unossified lateral wing of the parasphenoid, this wing thus lying, at this age, anterior to the palatine foramen instead of covering it externally as in the adult. On one side of the head a part of this lateral tissue had become ossified, the little piece of bone so formed thus representing a separate centre of ossification of the parasphenoid.

Beyond the anterior edge of the wing of the parasphenoid the internal carotid, accompanied by the two nerves, lies in an open, angular space between the lateral edge of the parasphenoid and the ventral surface of the chondrocranium, the latter surface being here presented ventro-laterally. When the three structures reach the hind edge of the large notch already described in this part of the chondrocranium, the artery sends a small branch forward ventral to the cartilage and itself passes upward and forward through the notch, and reaches the dorsal surface of its anterior edge. The two nerves accompany the small branch of the artery in its forward course ventral to the cartilage, the two nerves soon anastomosing to form a single nerve. The main artery is accompanied through the notch, as already stated, by the efferent pseudobranchial artery, the two arteries being here connected by an important communicating branch which runs laterally, or laterally and forward, from one to the other.

Continuing forward and mesially a short distance, the internal carotid then turns directly forward and upward along the lateral surface of the brain, and separates into three principal parts. The most posterior of these three parts first runs upward along the lateral surface of the brain, and then backward and mesially, accompanying the nervus oculomotorius. It lies immediately ventral to that nerve, and connects, across the middle line of the head, with its fellow of the opposite side. Its definite relations to the different portions of the brain were not investigated, but it must here lie in the dorsal part of the space between the lobi inferiores and the anterior end of the medulla oblongata.

The second part of the artery joins the nervus opticus and enters the eye-ball with it.

The third part of the artery separates into two branches one of which runs forward and outward, and could be traced to the edge of the cartilaginous sclerotic near the insertion of the obliquus inferior muscle. The other branch separates into two parts one of which goes

to the anterior parts of the brain, while the other accompanies the nervus olfactorius.

At the point where the artery breaks up into its three principal parts it apparently sent a branch across the base of the brain to join its fellow of the opposite side, but this could not be satisfactorily established.

The hyo-opercularis artery of my earlier descriptions (1, p. 497) is, at this age, a small and unimportant branch that usually arises from the common carotid close to the point where that artery has its origin from the efferent artery of the first branchial arch. In the specimen cut in horizontal sections it arose from the latter artery close to the point of origin of the common carotid. This so-called hyo-opercularis artery must not be confounded with the hyo-opercularis artery of certain descriptions of Teleosts, this latter artery being the one usually called the arteria hyoidea, that is, the hyo-mandibularis of MAURER's later descriptions, and the hyoideo-opercularis of JOH. MÜLLER. How I happened to select the name hyo-opercularis for this artery in *Amia*, I am unable now to say, but it is evidently, though wholly by accident, a better application of the term than the one usually made, as will appear later. The artery, in 12 mm larvae, runs upward and slightly forward, and then outward, to the ventral surface of the truncus hyoideo-mandibularis facialis, but could not be satisfactorily traced beyond that point. As it undoubtedly has the same course and distribution as in 50 mm larvae, to be later described, it is so shown in the diagrams.

This finishes the description of the arteries in 12 mm larvae, as far as I have traced them, and the differences found in older and in younger specimens can now be indicated.

In 14 mm larvae, and in all older specimens, the adult included, that were examined, the afferent pseudobranchial artery of WRIGHT's descriptions is found, this artery thus being of secondary formation. It arises from the dorsal surface of the pseudobranch, and running forward and mesially unites with the external carotid immediately after that artery issues from the trigeminal foramen. In these older specimens the primary afferent artery becomes relatively less and less important, and possibly disappears entirely in the adult, as it is said to do in *Esox* (5, p. 250), though this was not investigated.

In 50 mm specimens (Fig. 6) the primary afferent pseudobranchial artery is still found, being, at this age, a small artery which connects, around the ventral surface of the pseudobranch, near its hind end,

with the efferent pseudobranchial artery. The efferent artery extends backward a certain distance beyond the point where it is joined by the primary afferent one, so that the latter artery appears as a branch of the former, and doubtless acts as such, transmitting blood from the carotid, and hence being traversed by a current running in the opposite direction to the one found in 12 mm larvae. The primary afferent artery has, in its dorsal portion, the same course that it has in young larvae, but it was not traced downward for any considerable distance. The pseudobranch, at this age, has, in serial transverse sections, an oval or kidney-shaped form, the long axis of these sections of the organ inclining upward and mesially toward the pseudobranchial cleft, at an angle approaching a right angle. The dorso-mesial end of the pseudobranch is smaller than its ventro-lateral end, and abuts against the epithelial lining of the chamber of the cleft, excepting in its anterior portion, where the organ extends forward beyond the chamber. Elsewhere the organ is separated from the cleft and from the mouth cavity by a considerable space. The secondary afferent pseudobranchial artery lies longitudinally along the rounded dorsal surface of the pseudobranch, slightly lateral to that part of the organ that abuts against its cleft. The efferent artery lies along the ventro-mesial surface of the pseudobranch, up about one quarter of the length of the transverse section of the organ from its ventral end. The pseudobranch itself extended, in this specimen, through 127 sections each $10\ \mu$ in thickness. 29 of these sections lay anterior to the oral opening of the cleft. That part of the latter opening that lies ventral to the pseudobranch extended through the next 25 sections. The diverticular extension of the cleft began 28 sections posterior to the anterior end of the pseudobranchial chamber and extended backward to the level of the oral opening of the cleft, that is through 45 sections. Little spicules of dermal bone lined both edges of the oral opening of the cleft, being most developed in the lateral edge.

The ventral portion of the primary afferent pseudobranchial artery arises in 50 mm specimens, as it does in 12 mm ones, from the ventral end of the efferent artery of the first branchial arch, and it there has two roots, as FRIEDRICH MÜLLER says it also has in 16 mm embryos of *Lepidosteus*. Whether it is directly continuous with the ventral end or ends of the efferent artery, or is separated from that artery by a capillary space, as MÜLLER shows in his figures of *Lepidosteus*, was not investigated. At first a fairly large vessel it runs downward and forward lateral

to the tendon of the sternohyoideus and then diminishes greatly in size. As it traverses, in this part of its course, a region anterior to the thyroid gland, and as no indication whatever of any branches arising from it could here be found, it seems most improbable that it supplies the thyroid, as WRIGHT says it does, my work thus agreeing with MAURER's work on Teleosts (6, p. 218). Continuing forward, the artery in *Amia* increases in size, in the sections, and comes to lie between the hypohyal and the branchiomandibularis muscle. Anterior to the hypohyal it turns upward and laterally in the base of the tongue of the fish, and then turns downward, at first mesially and then laterally, and reaches the dorsal surface of the hyohyoideus muscle. There it breaks up into several branches and could not be satisfactorily further followed. A large part of it certainly penetrates, and part of it perforates, the hyohyoideus muscle.

The afferent artery to the gill cover arises, at this age, with its fellow of the opposite side, as a median vessel, from the ventral surface of the truncus arteriosus just as that vessel separates into the afferent arteries for the first pair of branchial arches. Running downward and forward directly through the thyroid it reaches the dorsal surface of the branchiomandibularis muscle, where it separates into two parts, the afferent arteries of either side. Passing downward and forward along the lateral surface of the branchiomandibularis, the artery of each side reaches the level of the ventral surface of that muscle and there turns laterally and forward across the ventral surface of the hyohyoideus muscle, near its anterior end. When it reaches the lateral edge of the hyohyoideus it became, on one side of the specimen, so small that it could not be traced, and seemed to entirely disappear. On the other side it there turned backward along the dorsal surface of the hyohyoideus and was traced onward as a relatively important vessel a considerable distance in the gill cover, no attempt being made to trace it to its end. No indication whatever of any branches from it to the thyroid could be found, although it traversed that organ. The thyroid was richly supplied by venous vessels which were in direct connection with what must be the homologues of what FIELD (3) refers to in *Axolotl* as the jugulares inferiores, and if the thyroid receives other blood than that transmitted by those veins it seems as if it must be supplied to it by certain small branches that possibly here arise directly from the truncus arteriosus. No such branches could be definitely traced from the truncus, but

there were several small eminences on it that looked exactly like the points of origins of small branches.

No indication of any nerve going definitely to the pseudobranch could be found in this series of sections any more than in the many other series of younger specimens examined. The nerve that most closely approaches it is the ramus praetrematicus of the glossopharyngeus, which, in 50 mm larvae, is a large nerve that passes outward behind the diverticulum of the pseudobranchial chamber, across the hind end of the pseudobranch and quite close to its dorsal surface.

The hyo-opercularis artery of my earlier descriptions arises from the common carotid at the point where that artery has its origin from the efferent artery of the first branchial arch. From there it runs forward along the lateral surface of the skull until it reaches the truncus hyoideo-mandibularis facialis. There it separates into two principal parts one of which accompanies the truncus facialis, while the other turns upward in front of that truncus and then backward above it, and accompanies the ramus opercularis facialis in its backward course along the dorsal surface of the adductor hyomandibularis muscle. At the hind edge of the hyomandibular the artery gives off a branch which first runs upward, perforating the large venous vessel that lies in the angle between the hyomandibular and the lateral wall of the skull, then turns laterally and downward along the lateral surface of the vessel, passes external to the opercular process of the hyomandibular and is lost on the inner surface of the gill cover. The main artery continues backward, with the ramus opercularis facialis, along the external surfaces of the adductor and levator operculi, in the dorsal part of the gill cover.

The only important difference in the course or disposition of the hyoideo-mandibular arterial vessels of 12 mm and 50 mm larvae of *Amia* thus is, that in the older larvae a secondary afferent pseudobranchial artery has been established, the primary afferent artery diminishing, concomitantly, in relative importance, and perhaps, in part of its course, entirely aborting.

In tracing the changes that take place in embryos younger than 12 mm ones it will be best to begin with the youngest stage examined and go upward to the 12 mm ones.

In 6 mm embryos (Fig. 1), of which I have but a single and quite imperfect series of transverse sections, there is a median ventral vessel which connects antero-ventrally with an organ that later

develops into the heart. Proceeding backward and upward this median vessel almost immediately separates into two parts, one on each side. A large aortic arch is then sent upward, from each of these two vessels, in front of a solid mass of cellular tissue, continuous with the entoderm, which reaches to and is in contact with the ectoderm, and incloses, in its posterior part, the slight evagination of the spiracular cleft. This tissue I suppose to be entirely of entodermal origin and I shall hereafter refer to it as the spiracular outgrowth, or cord. Dorsally this aortic arch joins the carotid artery, having first, about midway in its course, sent a large branch backward, lateral to and beneath the tissues of the spiracular outgrowth. Posterior to the spiracular outgrowth this branch vessel turns mesially and joins the carotid. As it here turns mesially there was, on one side of the specimen, a small bud projecting downward. After giving off this aortic arch the ventral vessel continues backward, and about opposite the hind edge of the spiracular outgrowth sends a relatively small branch laterally, and then upward for a short distance, where it disappears. Further backward the first branchial aortic arch is given off. It is thus evident that there is, in this specimen, a large and complete prespiracular aortic arch; that there is a postspiracular aortic arch developed in its dorsal and ventral portions but not perceptibly developed in its middle portion; and that these two arches are connected by a commissure lying morphologically ventral to the spiracular cleft. Either that, or the pre- and post-spiracular arches have fused in their ventral portions and are only separate and distinct in their dorsal portions. This latter supposition seems wholly improbable, but my material and preparations are not at present suitable for its further investigation.

In a 7 mm embryo (Fig. 2) the conditions were the same as in the 6 mm one excepting that the postspiracular aortic arch was a complete arch, the dorsal bud and small ventral vessel found in the 6 mm embryo being replaced by a continuous vessel. The connection of the median ventral vessel with the heart had, in this specimen, shifted backward slightly beyond the anterior end of the ventral vessel. Immediately posterior to the heart, and at the point where the first aortic arch is given off, the median ventral vessel separated into two parts, one on each side.

In 8 mm embryos, of which I have several series of somewhat imperfect sections, the conditions are the same as in 7 mm ones, ex-

cepting that in several of the series the commissural branch from the prespiracular to the postspiracular aortic arch could not be traced its full length, and that the connection of the median ventral vessel with the heart had shifted relatively somewhat further backward. Whether the commissural vessel had, in most of these specimens, been actually pinched off, as it appeared in the sections, or not, I am unable to judge.

In 9 mm embryos (Fig. 3) the conditions change somewhat and begin to approach those described in 12 mm ones. In the first branchial arch afferent and efferent arteries have been differentiated. The other arches were not examined. There is a short truncus arteriosus from which, posterior to the connection with the heart, a lateral vessel arises, on each side, and sends branches in succession to the second, third and fourth branchial arches. Anterior to the heart a single median truncus gives origin, near its anterior end, to the first pair of afferent branchial arteries, and then immediately gives off, on each side, a single vessel which soon separates into the post- and pre-spiracular arteries. Up to this age the prespiracular artery runs in a nearly direct line from the short median ventral vessel upward to the carotid, and it lies, at its dorsal end, considerably in front of the spiracular outgrowth. In 9 mm embryos it has, on the contrary, a short forward and then backward bend in its ventral portion, and, dorsally, it first arrives opposite the spiracular cleft and there turns forward, along the cleft, and, anterior to it, bends sharply mesially to join the carotid. The short dorsal section that thus lies along and parallel to the cleft is large, and it is in relation to it that the pseudobranch later develops, that organ developing in the tissues immediately dorsal to the artery. At the point where the artery reaches the spiracular cleft and bends forward along its lateral surface, it sends backward, external to the hyomandibular, the communicating branch to the postspiracular aortic arch. As the pseudobranch lies anterior to the point where this communicating branch is given off it thus certainly develops in relation to the prespiracular aortic arch.

The postspiracular artery, in 9 mm embryos, runs at first downward and laterally, and then backward into the ventral end of the gill cover. There it turns upward, and although probably interrupted in its course by capillary spaces, that is, not being a continuous and unbroken vessel, joins, near the hind edge of the hyomandibular, the

hind end of the communicating branch from the prespiracular artery. At the point where it turns upward in the base of the gill cover it sends a branch backward and then upward in the ventral and ventro-posterior edge of the gill cover, this branch being large, and being a direct continuation of the artery itself anterior to the point where the branch is given off. This branch is thus the "ventrales Randgefäß des Kiemendeckels" of MÜLLER's description of *Lepidosteus*. I have called it the ventral afferent opercular artery. Dorsal to the point where the postspiracular artery joins the communicating branch from the prespiracular one there is no direct dorsal continuation of the postspiracular artery. There is, however, here, a large branch, directed backward, which quite unquestionably represents the ventral portion of the dorsal section of the continuous vessel of younger stages. This branch is undoubtedly the homologue of the "dorsales Randgefäß des Kiemendeckels" of FRIEDRICH MÜLLER's descriptions. It soon breaks up into several branches the more ventral ones of which undoubtedly have capillary connection with the ventral afferent opercular artery. The more dorsal branch turns upward and probably connects directly, though it may be only by capillary vessels, with the hind end of a branch that arises from the carotid in the transverse plane of the truncus hyoideo-mandibularis facialis. This latter branch of the carotid is, as its position sufficiently shows, not only the hyo-opercularis artery of my descriptions of older stages, but also the dorsal portion of the postspiracular aortic arch of younger ones. That section of this latter arch that lies between the carotid and the communicating branch from the prespiracular artery, and which I have referred to as the dorsal section of the artery, has thus been pulled backward, at this age, considerably out of its original position, and has become, perhaps, capillary in part of its length. This entire section of canal is said by FRIEDRICH MÜLLER to wholly disappear in older embryos of *Lepidosteus*.

The conditions found in 9 mm embryos of *Amia* thus differ considerably from those found in 8 mm ones. There seems, however, no reason to doubt that the main vessels are the same at the two ages. The only important difference is in the origin, ventrally, of the pre- and post-spiracular arteries from a lateral paired trunk at 9 mm, instead of independently from a median unpaired trunk, as at 8 mm. This difference is doubtless connected with the shifting, from before backward, of the point where the heart connects with the

median ventral arterial vessel, this vessel being, naturally, the truncus arteriosus of later stages. A further, and most important difference is found in the development of a large venous vessel practically parallel to, and external and anterior to, the middle portion of the prespiracular artery. The sections of this venous vessel closely resemble, in appearance, those of the artery itself, and as it is connected with the artery at certain places it is, if one is not familiar with the sections of older and younger stages, most confusing. It has neither dorsal nor ventral connection with the venous system, and I was at first inclined to look upon the two parallel and adjoining vessels as the middle portions of the pre- and post-spiracular arches, crowded together, and the pre-spiracular arch in process of reduction and subsequent abortion. This, however, seems a most improbable assumption, and it entails the further assumption that the vessel I have above described, in 9 mm embryos, as the postspiracular artery is not that artery but is a wholly new formation. It seems much more probable that the vessel in question is venous, and that it is developed in relation to the pre-spiracular artery in the same way and manner that the efferent and afferent arteries develop from the originally single aortic vessels of the branchial arches. In 10 mm embryos the venous vessel has lost all apparent connection with the prespiracular artery, and in 12 mm and older specimens it connects dorsally with the large venous vessel that lies in the angle between the hyomandibular and the lateral wall of the skull, as already described. It is perhaps not unimportant, in this connection, to note that this doubling of the pre-spiracular aortic arch is repeated, but in a different way, in the postspiracular arch, by the development of the dorsal and ventral opercular arteries.

In 10 mm embryos (Fig. 4) the arterial connections are practically the same as in 9 mm ones. The ventral and dorsal bends in the prespiracular artery are more pronounced at this age, and the hyo-opercularis artery arises from the carotid at a point much nearer, relatively, to the point where the carotid has its origin from the afferent artery of the first branchial arch. Whether branches of the hyo-opercularis artery followed the branches of the truncus hyoideo-mandibularis facialis, or not, could not be definitely determined. The direct connection of this artery with the dorsal opercular artery could also not be definitely traced. Ventrally the pre- and post-spiracular arteries still arise together from a lateral paired vessel, but this

vessel immediately joins its fellow of the opposite side to form a short median trunk which joins the anterior end of the truncus arteriosus. The heart still connects with the truncus arteriosus between the first and second afferent branchial arteries. The efferent artery of the first branchial arch extends downward and forward considerably beyond the point at which the afferent artery of the arch arises from the truncus arteriosus, but it in no place closely approaches any part of the prespiracular artery. There is, however, at this age, a vessel that can be traced through a limited number of sections and that lies postero-mesial and parallel to the anterior end of the efferent artery. In certain series of sections no connection of this vessel or space with the other vessels of the region could be traced. In others it was certainly directly connected with the efferent artery of the arch, while in still others it seemed to be connected with the afferent artery, or with both the afferent and efferent arteries. The most frequent and positive connection was with the anterior end of the efferent artery, this artery thus turning mesially and then backward into the postero-mesial portion of its arch. The posterior end of this postero-mesial vessel lies not far from the ventral arm of the ventral bend of the prespiracular artery, and in one series of sections it there turned downward a short distance toward that artery. It is thus unquestionably the beginning of the connection found between these two arteries in 12 mm and older specimens, the primary connection of the prespiracular artery with the postspiracular artery then aborting.

There are thus, in young embryos of *Amia*, two unbroken currents of blood sent upward, in the region of the ceratohyal and hyomandibular, from a ventral to a dorsal longitudinal vessel, the vessel that conducts one of the currents passing anterior to the rudimentary spiracular cleft and the other one posterior to it. Near their dorsal ends these two vessels are connected by a transverse cross bar that has a nearly longitudinal position. In 9 mm embryos a third current is established, lying posterior to the second one, in the gill cover; but, if it can be considered as an independent current, it certainly passes through a capillary network, thus probably never being a direct and unbroken current as both the others are in early stages. In 12 mm embryos the anterior one of these two or three currents has become arterial by reason of a secondary connection established between the vessel that transmits it and the ventral end of the efferent artery of the first

branchial arch. Dorsally this anterior current passes along the ventral surface of the but slightly developed pseudobranch, thus having relations to that organ. The second, and still venous current passes, in 12 mm embryos, through a capillary network similar to that described by FRIEDRICH MÜLLER in 16 mm and 26 mm embryos of *Lepidosteus osseus*; and the third current, if it still exists, is also through a capillary network. The one or two posterior currents unite dorsally, through the cross bar connection of earlier stages, with the anterior current, this cross bar thus seeming to be the exact homologue of the vessel formed by the union of the same currents in 16 mm and 26 mm embryos of *Lepidosteus*. MÜLLER considers that this cross bar in *Lepidosteus* is formed of two different parts or components, a so-called "Querast" and an "Anastomose". It is certainly not formed of two parts of different origin in *Amia*, and I can not see, from MÜLLER's descriptions, why it should be considered as so formed in *Lepidosteus*.

In Selachian embryos of a certain age there are, according to DOHRN (2), both afferent and efferent vessels in the hyoid arch, the efferent vessel being connected by a cross commissure with an anterior aortic vessel called by DOHRN the arteria thyreoidea mandibularis. This anterior aortic vessel is said to arise from the base of the afferent artery of the hyoid arch, and to lie, at that point and immediately beyond it, in close relations to the thyroid gland. Of it DOHRN says (p. 7): "Nicht weit von ihrem Ursprunge begegnet sie allerhand Bluträumen, mit denen sie, wie es scheint, gemeinsame Sache macht, d. h. die Blutmassen, die immerhin nicht allzu beträchtlich sind, verlaufen mit der Arteria thyreoidea im weitem Verfolg gemeinsam, und es wird aus ihnen zusammen ein beträchtlicheres Gefäss, welches neben und vor einem Nerven verläuft, einem Ast des Facialis." Considerably beyond the thyroid gland this artery is joined by the commissure from the efferent artery of the hyoid arch and then becomes the afferent artery of the spiracular gill.

Dorsal to the cross-commissural bar the efferent artery of the hyoid arch is said to turn inward along the hind edge of the hyomandibular, and then forward and upward, to join a vessel that is called by DOHRN the first aortic arch, and that is certainly the homologue of the common carotid artery of my descriptions of *Amia*. Anterior to the point where this carotid artery is joined by the

efferent hyoidean artery it receives what DOHRN describes as a "Zustrom aus Blutmassen des Spritzlochbogens". Beyond this point the carotid artery, after connecting with its fellow of the opposite side of the head immediately behind the hypophysis, is joined by the efferent artery of the spiracular gill, this latter artery being called by DOHRN the carotis interna anterior.

The afferent and efferent hyoidean arteries of Selachian embryos, taken together, thus closely resemble the single postspiracular vessel of *Amia*; and the prepiracular or mandibular vessels, in the two fishes, would bear an equally striking resemblance if the efferent and secondary afferent pseudobranchial arteries of *Amia*, plus a certain portion of the external carotid, were the homologues, respectively, of the carotis interna anterior of Selachians and the vessel that DOHRN refers to as one that transmits the "Zustrom aus Blutmassen des Spritzlochbogens". That these two pseudobranchial arteries of *Amia* are the homologues of the two arteries of Selachians can certainly not be positively affirmed, but it seems to me that there is much in favour of the assumption. That the ventral portions of the afferent mandibular and hyoidean arteries of Selachians are the homologues of the corresponding portions of the same vessels in *Amia* seems to me unquestionable, as a comparison of my Figures 4 and 10 will show. It thus seems necessarily to follow that the pseudobranch of *Amia* is the homologue of the spiracular demi-branch, or pseudobranch, of Selachians.

The pseudobranch, in *Amia*, although it develops in relation to a section of the mandibular aortic arch, does not receive its entire blood supply through that aortic arch, a part of it coming through the hyoidean aortic arch. At about the epoch when the pseudobranch can be considered as becoming, embryologically, a definite organ, that is in 12 mm larvae, its blood supply is derived either entirely from the efferent artery of the first branchial arch, or partly from that artery and partly from the hyoidean artery, none of it coming through what could be considered as a mandibular aortic connection with the ventral arterial trunk. Later the blood supply is probably derived entirely from the external carotid. There thus seems no definite reason to ascribe the organ, in so far as its blood supply alone is concerned, to the mandibular rather than to the hyoidean arch. Moreover, in the gradual closing of the ventral portion of the spiracular cleft it would seem as if a hyoidean demi-

branch might as naturally acquire the position of the pseudobranch as a mandibular one, and the relation of the pretrematic branch of the glossopharyngeus to the organ would seem to indicate that it is hyoidean rather than mandibular. It is thus largely by reason of the comparison with Selachians that the pseudobranch of *Amia* can be referred to the mandibular rather than to the hyoid arch. In *Lepidosteus* the pseudobranch seems to me to be developed in much more definite and direct relation to the mandibular aortic arch than it is in *Amia*, arising in *Lepidosteus*, according to FRIEDRICH MÜLLER, in relation to capillary vessels that connect the two arms of a loop secondarily formed in the mandibular artery. That the opercular demibranch of *Lepidosteus* is hyoidean, and not mandibular, seems, from MÜLLER's work, almost unquestionable, and this conclusion certainly receives considerable support not only from my work on *Amia* but also by comparison with the conditions found in embryos of Selachians.

MAURER, in his earlier work (5), says that in 11 mm embryos of *Esox lucius* the pseudobranch receives two afferent currents, one through the arteria hyoidea, which perforates the hyomandibular in this fish instead of running across its anterior edge as in *Amia*, and another from the carotid artery, through a branch that arises from that artery at the point where it separates into what seem to be its external and internal divisions. At this stage *Esox* thus seems to almost exactly resemble embryos of *Amia* slightly older than 12 mm ones, and if the pseudobranch of the one is mandibular it would seem that the other must be also. It is, however, not to be overlooked that there seem to be both hyoidean and mandibular gills in *Lepidosteus*, and that either the one or the other, with its associated afferent artery, might be retained in Teleosts, or in certain Teleosts.

In his later work (6), which I have been able to consult through the kindness of the Laboratoire Maritime Russe at Villefranche, MAURER describes conditions in embryos of the trout that closely agree with those in *Amia*, as far as they go. That section of the postspiracular artery that lies, in *Amia*, between the commissural bar and the carotid artery, MAURER does not describe at any stage in the trout; nor does he describe the ventral afferent artery that, in *Amia*, runs backward into the gill cover. The arteria opercularis of these later descriptions is said by MAURER to develop entirely from what

must be the homologue of the commissural cross bar of my descriptions, and not from that cross bar plus a portion of the dorsal section of the postspiracular artery. The blood in this opercular artery is said by MAURER to run, in old embryos, in the opposite direction to that it had in young ones, as it naturally must also in *Amia*, at a certain period.

Palais Carnolès Menton,

February 10, 1900.

Literature.

1. ALLIS, EDWARD PHELPS jr., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*, in: Journ. Morph., V. 12, No. 3, 1897.
 2. DOHRN, ANTON, Studien zur Urgeschichte des Wirbelkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparats der Selachier, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 6, Heft 1, March 28, 1885.
 3. FIELD, HENRY HAVILAND, Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'*Axolotl*, in: Anat. Anz., Jg. 8, No. 18/19, p. 634—638, Aug. 1893.
 4. HOFFMANN, C. K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. X. Zur Entwicklungsgeschichte der dorsalen Nervenwurzeln der Kopfsomite, in: Morph. Jahrb., V. 27, Heft 3, 1899.
 5. MAURER, F., Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische, *ibid.* V. 9, Heft 2, p. 229—252, 1883.
 6. —, Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern, *ibid.* V. 14, Heft 2, p. 175—222, Sept. 7, 1888.
 7. MÜLLER, FRIEDRICH W., Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihre Umgebung bei *Lepidosteus osseus*, in: Arch. mikr. Anat., V. 49, Heft 3, p. 463—503, May 20, 1897.
 8. SAGEMEHL, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva* L., in: Morph. Jahrb., V. 9, Heft 2, p. 177—228, 1883.
 9. WRIGHT, RAMSAY R., On the hyomandibular clefts and pseudo-branches of *Lepidosteus* and *Amia*, in: Journ. Anat. Physiol., V. 19, July 1885.
-

Explanation of the Plate.

Plate 6.

Index Letters.

<i>aa.I</i> afferent artery of the first branchial arch	<i>ec</i> external carotid
<i>aa.II</i> afferent artery of the second branchial arch	<i>eps</i> efferent pseudobranchial artery
<i>aa.hy</i> afferent artery of the hyoid arch	<i>h</i> heart
<i>ahy</i> arteria hyoidea	<i>hmf</i> truncus hyoideo-mandibularis facialis
<i>aps</i> secondary afferent pseudobran- chial artery	<i>hop</i> hyo-opercularis artery
<i>cc</i> common carotid artery	<i>ic</i> internal carotid.
<i>com</i> commissure between first and second aortic arches	<i>paps</i> primary afferent pseudobran- chial artery
<i>dop.a</i> dorsal opercular artery	<i>psb</i> pseudobranch
<i>ea.I</i> efferent artery of first branchial arch	<i>psp.a</i> prespiracular aortic arch
<i>ea.hy</i> efferent artery of hyoid arch	<i>pstsp.a</i> postspiracular aortic arch
	<i>spc</i> spiracle
	<i>ta</i> truncus arteriosus
	<i>vop.aa</i> ventral opercular afferent artery.

Fig. 1. Diagrammatic representation of the first three aortic arches in 6 mm embryos of *Amia calva*.

Fig. 2. The same in 7 mm embryos.

Fig. 3. The same in 9 mm embryos.

Fig. 4. The same in 10 mm embryos.

Fig. 5. The same in 12 mm embryos.

Fig. 6. The same in 50 mm embryos.

Fig. 7. The same in 8 mm embryos of *Lepidosteus osseus*.

Fig. 8. The same in 10.9 mm embryos of " "

Fig. 9. The same in 26 mm embryos of " "

Fig. 10. The same in an embryo of *Pristiurus*.

Fig. 11. Reconstruction of the first three aortic arches in a 12 mm embryo of *Amia calva*, the mid-ventral line of the brain being assumed as a base line.

Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren.

Von

Hermann Stitz in Berlin.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Berlin.)

Hierzu Tafel 7—11.

1. Der männliche Genitalapparat.

Der Genitalapparat der Lepidopteren ist schon frühzeitig Gegenstand der Untersuchung gewesen. MALPIGHI (1) und SWAMMERDAM (2) sind die Ersten, die sich mit dem Bau der Lepidopteren eingehender beschäftigt und dabei auch den Genitalapparat derselben zergliedert haben. Ersterer beschreibt ihn für beide Geschlechter von *Bombyx mori*, letzterer an *Vanessa urticae*. An die gewonnenen Anschauungen schliessen sich dann zum grössten Theil diejenigen der folgenden Zeit, so auch die Werke von RÉAUMUR (3) und DEGEER (4). Bis zum Anfang dieses Jahrhunderts blieben die Schriften der beiden letztern die einzigen bedeutenden auf diesem Gebiet, und erst im Jahre 1815 schenkte HEROLD (5) in seiner bekannten Arbeit über den Kohlweissling diesem Gegenstand erneute Aufmerksamkeit, indem er zwar anatomisch darüber nicht sehr viel Neues bringt, aber die Entwicklung des Genitalapparats zum ersten Mal verfolgt. Dem Genitalapparat von Mikrolepidopteren schenkt zum ersten Mal SUCKOW (6) einige Beachtung, ohne jedoch mehr als ein dürftiges Schema davon (*Tinea pellionella*) zu geben. Auf die Untersuchungsergebnisse von HEROLD und SUCKOW stützen sich dann vorzugsweise die Lehrbücher der nächsten Zeit. Ziemlich eingehend verbreiten sich über jenes Organsystem BURMEISTER (7), LEUCKART (8) und SIEBOLD (9), letzterer ausserdem in einigen speciellen Untersuchungen (10). Von Mikrolepidopteren finden sich auch bei diesen Autoren nur vereinzelte Angaben. BURMEISTER versuchte unter anderm, ein Schema der Segmentirung der Schmetterlinge zu geben, und dieser Gegenstand tritt

in der Folge bis zur Gegenwart neben den entwicklungsgeschichtlichen Forschungen in den Vordergrund. Die Segmentverhältnisse des Lepidopterenabdomens wurden genauer von LACAZE-DUTHIERS (13) in Erwägung gezogen, indessen nur bei den Weibchen. MEYER (11, 12) untersuchte an mehreren Formen die Entwicklung des innern Genitalapparats, und die von ihm gewonnenen Resultate wurden später von BESSELS (17) erweitert. Beide berücksichtigen nur Hoden und ausführende Geschlechtswege. LEYDIG (18) hatte bereits Eierstock und Samentasche von *Smerinthus ocellatus* und *Harpyia vinula* beschrieben, während später BRANDT (22) dem Ovarium der Lepidopteren ein längeres Capitel widmete. Den feinern Bau dieses Organs beschrieb zuletzt KORSCHOLT von *Vanessa urticae*. In dieser Zeit erschienen mehrere Arbeiten von CHOLODKOVSKY (24, 25, 27), in denen unter anderm auch der Genitalapparat von *Tinea pellionella* beschrieben wird. SPICHARDT (28) verfolgte die Entwicklung der männlichen Organe, vorzugsweise an *Liparis dispar*. JACKSON (31, 32) trat der Segmentfrage durch Untersuchung von Raupen und Puppen näher, während GRABER (33) die Segmentirung des Lepidopterenkörpers embryologisch untersuchte. ESCHERICH (34) suchte auf Grund vergleichender Beobachtungen eine Erklärung der Genitalanhänge zu geben. PEYTOUREAU (37) untersuchte in neuester Zeit abermals die Segmentverhältnisse und die Abdominalanhänge der Lepidopteren, und VERNON u. BISSON (38) beobachteten die postembryonale Entwicklung der ausführenden Geschlechtswege an beiden Geschlechtern von *Bombyx mori*.

Wie aus diesem kurzen historischen Ueberblick hervorgeht, ist der Genitalapparat der Mikrolepidopteren bei den Untersuchungen am wenigsten berücksichtigt worden. Eine Darstellung des Baues des gesammten Organsystems bei dieser Gruppe als Grundlage für weitere Untersuchungen, und zwar bei den entwickelten Thieren, ist der Zweck der folgenden Arbeit, obwohl zugegeben werden muss, dass eine endgültige Lösung aller sich ergebenden morphologischen Fragen erst auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte möglich sein wird. Diesen Gegenstand möchte ich mir nach der demnächst folgenden Darstellung des weiblichen Apparats als die Fortsetzung der vorliegenden Arbeit vorbehalten.

Eine morphologische Umgrenzung des zuerst von HERRICH-SCHAEFFER angewendeten Begriffs „Mikrolepidopteren“ ist nicht leicht

zu geben. Vielmehr lässt sich nach neuern Anschauungen eine Trennung in Makro- und Mikrolepidopteren nicht aufrecht erhalten. Gleichwohl ist in den folgenden Untersuchungen zunächst diese Bezeichnung aus praktischen Gründen beibehalten worden¹⁾.

Von mehreren Formen möge zunächst die Beschreibung des männlichen Genitalapparats folgen.

1. *Aglossa pinguinalis* L.

Betrachtet man das Abdomen von *Aglossa pinguinalis* mit Rücksicht auf seine Segmentirung, so kann man daran zunächst deutlich 7 Segmente unterscheiden. Vor dem ersten dieser 7 Stücke bemerkt man indess dorsalwärts noch ein Tergit, dessen Sternit nicht vorhanden ist, so dass man 8 Segmente zählen muss. Während dieselben einander ganz ähnlich sind, hat das nun folgende 9. Segment eigenartige Umbildungen erfahren (Taf. 7, Fig. 1 u. 2). Es stellt einen auf der Ventralseite nur schmalen Ring dar, welcher in zwei Stücke, ein dorsales (*R'*) und ein ventrales (*R*), getrennt ist. Da, wo jederseits die Trennungsstelle beider Theile ist (*d*), bildet jeder derselben eine Art Condylus, wodurch eine gelenkige Zusammenfügung beider Stücke bewirkt wird. Das Sternit bildet mit dem des vorhergehenden Segments eine sackartige, spatelförmige Einstülpung (*Sa*). Das Chitin des Tergits ist an seinem äussern Rand leistenartig verstärkt und geht in das Tergit des 8. Segments über. Ein Längsschnitt, ungefähr durch die dorsale Mittellinie des 8. zum 9. Segment, zeigt auch keine Einstülpung wie bei den übrigen Segmenten, so dass eine Verschmelzung des 8. und 9. Tergits an dieser Stelle anzunehmen ist. Das 9. Segment trägt jederseits eine laterale Klappe (*L*), und beide Klappen nähern sich ventral mit ihren Rändern bis auf einen schmalen Spalt. Sie sind dicht mit Borsten besetzt. Zwischen ihnen bildet das 9. Segment eine kegelförmige Erhebung, und aus der Einstülpung derselben ragt die Chitinröhre des Penis hervor (*P*).

An die äussere Chitinleiste des Tergits vom 9. Segment schliesst sich ein kapuzenförmiges Stück (*Sp*), dessen Ränder verstärkt und mit Borsten besetzt sind (*a*). Da, wo die Basis dieses Stückes anliegt, biegen sich ihre Enden nach der Seite condylusartig (*b*) um und articuliren hier mit den dorsalwärts zurückgebogenen Leisten (*c*) eines darunter liegenden, dreieckigen Chitinstücks (*Sb*), dessen Randleisten

1) Nach KARSCH (40) gehören die Mikrolepidopteren in dem hier gebrauchten Sinn zu der Gruppe von Lepidopteren, deren Raupen Kranzfüsse besitzen und welche von ihm Stenmatoncopoda genannt wird.

in einen langen, am Ende scharf nach rückwärts gebogenen Haken (*e*) auslaufen. Zwischen diesen beiden deckelartigen Gebilden liegt die Analföhre, also im 10. Segment.

Im vordern Theil des Abdomens, und zwar bis zum 3. Segment, liegt ein Hohlraum, der von einem dünnen Häutchen mit platten Kernen ausgekleidet ist. Er ist vom Fettkörper umgeben, dessen Septen mit jenem Häutchen in Verbindung stehen und dasselbe bilden. Im Fettkörper dieses Theils liegt dorsal das Rückengefäss, ventral der hier noch mit starken Chitinzähnen ausgekleidete Darmcanal, von seinen Vasa Malpighii umgeben, und das Bauchmark, welches im Abdomen 4 Ganglien bildet. Das 4. Ganglion liegt im 6. Abdominalsegment, unter dem Basaltheil des Penis. Es ist das am stärksten entwickelte und steht wahrscheinlich zu dem Genitalapparat in Beziehung. Im Verlauf des 3. Segments schwindet der erwähnte Hohlraum, und das Abdomen ist von hier an vom Fettkörper angefüllt, welcher alle Organe umschliesst und durch seine Septen mit den Hüllen derselben in Verbindung steht. Welches der Inhalt des Hohlraums ist, lässt sich ohne weiteres nicht entscheiden. Eigenthümlich ist, dass in das abgeschnittene Abdomen leicht Luft hineindringt, so dass es in der Fixirflüssigkeit schwimmt, während es sonst sofort darin unter-sinkt.

Im 4. Abdominalsegment findet man, ziemlich weit nach oben gerückt, den ca. 2—2,5 mm grossen Hoden (Taf. 8, Fig. 19), welcher unpaar ist. Er hat eine kuglige bis birnförmige Gestalt und wird von zwei Hüllen umgeben. Die äussere Hülle (*a*) ist ziemlich derb, zeigt platte Kerne und steht, wie schon erwähnt, mit dem Bindegewebe des Fettkörpers in Verbindung. Mit derselben verbunden, liegt unter ihr eine innere, zweite Haut (*b*). Sie hat nahezu dieselbe Dicke wie die äussere, und auch ihre Kerne zeigen dieselbe Gestalt. Zellgrenzen sind in beiden Hüllen nicht zu erkennen. Die innere Hülle sendet in das Innere des Hodens eine Anzahl Septen (*c*) von demselben Bau, durch welche derselbe in eine Anzahl von Kammern getheilt wird, welche dicht mit Bündeln von Spermatozoen angefüllt sind. Eine besondere, das Innere dieser Kammern auskleidende Membran fehlt. Aussen treten an den Hoden einige Tracheen heran, im Innern desselben im Verlauf der Septen geringe und sehr feine Verzweigungen bildend. Ein Hodenpigment ist bei *Aglossa pinguinalis* nicht zu finden.

Die Kammern des Hodens ergiessen ihren Inhalt in die beiden sich nach hinten anschliessenden Vasa deferentia (Taf. 8, Fig. 1 *Vd*). Ihre Wände, auf welche sich die äussere Hülle des Hodens unmittel-

bar fortsetzt, sind dick und bilden nach innen ein mehr oder weniger sternförmiges Lumen des von ihnen eingeschlossenen Canals (Taf. 8, Fig. 23). Grenzen von Zellen sind in dem ziemlich homogenen Plasma nicht zu erkennen. Dagegen heben sich nach der Färbung die cylindrischen, zugespitzten Kerne mit ihrem granulirt erscheinenden Inhalt sehr scharf ab; ihre gekrümmten und durch einander geschobenen Enden rufen auf Querschnitten fast den Eindruck einer Schichtung hervor, was natürlich nicht der Fall ist.

Nach kurzem, ziemlich geradem Verlauf heben sich die Vasa deferentia, die nun etwas enger geworden sind, von einem sich an sie schliessenden Canalstück (Taf. 8, Fig. 1 *J*) ab, welches ziemlich denselben histologischen Bau zeigt (Taf. 9, Fig. 7). Seine Wände sind nur weniger dick, sein Lumen mehr rund oder etwas glatt, seine Kerne etwas kürzer als die der Vasa deferentia. Auch diese Schaltstücke haben nur einen kurzen Verlauf und münden innerhalb des 5. Segments jederseits in einen blasenartig erweiterten Theil mit schwach cylindrischen Kernen (Taf. 8, Fig. 2 *Vs*; Taf. 9, Fig. 10), von welchen aus der bis hierher gelangte Inhalt der Vasa deferentia nun ein sehr entwickeltes System von Drüsen zu durchlaufen hat.

Wie die schematische Figur (Taf. 8, Fig. 2) zeigt, sind diese blasenartigen Erweiterungen (*Vs*) das eine Ende eines ziemlich engen Canals, welches hier ungefähr in der Mitte je eines der beiden C förmig gekrümmten Schläuche (*E*) mündet. Dadurch kann man an jedem derselben zwei, im Uebrigen durchaus nicht von einander verschiedene oder getrennte Stücke unterscheiden. Die Wände dieser Schläuche sind auffallend stark, ihre Zellgrenzen mitunter deutlich erkennbar. Der erste Theil eines jeden Schlauches zeigt schwach cylindrische Kerne. Dieselben werden im weitem Verlauf immer kürzer und mit der nach und nach zunehmenden Stärke der Wandung dicker und grösser (Taf. 9, Fig. 13), bis sie hinter der Einmündungsstelle jenes engen Canals vollständig cubisch geworden sind. Diese Schläuche mögen hier und in den folgenden Beschreibungen vorläufig mit dem Namen der „paarigen Drüsen“ bezeichnet werden.

An den Anfangstheil dieser dicht mit Spermatozoenbündeln angefüllten paarigen Drüsen setzt sich, an einer scharfen Einschnürung deutlich erkennbar, je ein accessorischer Drüsenschlauch (Taf. 8, Fig. 2 *A*) an. Die ihn bildenden Zellen (Taf. 9, Fig. 18) sind cubisch. Das Secret zeigt auf den Querschnitten eine sternförmige Anordnung. Seine Mündung in eine der paarigen Drüsen liegt in der Nähe des Hodens, das blind geschlossene Ende im hintern Theil des Abdomens.

Die beiden paarigen Schläuche gehen nun nach Abgabe der Verbindung mit den Vasa deferentia nach dem vordern Theil des Abdomens zurück, nähern sich dann mit ihren Enden und münden gemeinschaftlich in einen Gang (Taf. 8, Fig. 2 u. 3 C), der auf den Schnitten (Taf. 10, Fig. 1) mit einem faserigen Secret angefüllt erscheint. Diese Drüse macht ventralwärts eine Sförmige Krümmung. Ihr Anfangstheil besteht aus cylindrischen Zellen mit eben solchen Kernen, deren Plasma oft unregelmässig zackig ins Lumen der Röhre vorspringt. Im weitem Verlauf werden Zellen und Kerne cubisch. Der Drüsenschlauch verengt sich an seinem wieder im hintern Theil des Körpers liegenden Ende ein wenig und steht durch ein kurzes Schaltstück (*a*) mit einer zweiten unpaaren (Taf. 8, Fig. 3 D) Drüse in Verbindung, welche sich sowohl histologisch als auch in ihrem Inhalt von allen andern am schärfsten abhebt.

Die Zellen ihrer Wandung (Taf. 10, Fig. 7) sind schlank cylindrisch und schmal, so dass sie viel dichter an einander gedrängt erscheinen als die Zellen der übrigen Schläuche. Die innere Grenze ist in Folge der Secretionsthätigkeit meist nur undeutlich. Die gleichfalls schlanken Kerne liegen nahe dem Lumen des Drüsenschlauchs. Das Secret erscheint auf den Schnitten, allerdings hier wie auch in den andern Theilen des Drüsenapparats durch die Conservirung wahrscheinlich chemisch verändert, aber stets charakteristisch, in Gestalt von grossen und kleinen Körnern, welche, ungefärbt, das Licht stark brechen und sich mit Pikrinfarbstoffen intensiv gelb färben, Hämatoxylinfärbung dagegen so gut wie gar nicht annehmen. Stellenweise machen die Körner den äusserlichen Eindruck wie Brocken von geronnenem Eiweiss. Aus diesem Theil des Drüsenapparats führt abermals ein kurzes Schaltstück von histologisch nur wenig abweichendem Bau in einen letzten unpaaren Drüsenschlauch (Taf. 8, Fig. 3 G).

Derselbe liegt im 4., 5. und 6. Segment und fällt durch seine ausserordentliche Grösse auf, so dass er, besonders auf Längsschnitten, schon für das blosse Auge erkennbar ist. Er ist lang gestreckt; seine beiden Enden sind dorsalwärts hufeisenförmig umgeschlagen. Zellen und Kerne der Drüse (Taf. 10, Fig. 14 *a* u. *b*) sind keulenförmig, mit ihrem dickern Theil nach dem Lumen des Ganges zu gerichtet. Die Kerne zeigen eine schwammartige Structur. Zellgrenzen sind nur an den schmalen, basalen Enden der Zellen deutlich zu sehen. Nach dem Innern der Drüse zu verschwinden sie, und ihre keulenförmigen Enden verschmelzen zu einer einheitlichen Plasmaschicht, deren ziemlich homogenes Secret auch die ganze Drüse anfüllt. Das hintere Ende

der letztern mündet wieder in ein scharf abgesetztes Schaltstück (Taf. 8, Fig. 3 *v*; Taf. 10, Fig. 15), und dieses endlich führt in den Ductus ejaculatorius (Taf. 8, Fig. 3 *De*).

Der Ductus ejaculatorius macht sich durch seine stark entwickelte Musculatur (Taf. 11, Fig. 11) bemerkbar, die im weitem Verlauf, nach der Mündung in den Penis zu, etwas schwächer wird. Die Muskelfasern (*c*) dieses Canals sind quer gestreift und haben deutliche, längliche Kerne. Sie sind ringförmig angeordnet. Nach innen zu folgt auf die Muskellage eine Hypodermis (*b*) mit kleinen, unregelmässig runden Kernen, und sie bildet die Chitinauskleidung (*a*) des Ganges, welche sich auf seinem ganzen Verlauf vorfindet. Das Lumen des Ductus ejaculatorius ist sternförmig und ziemlich eng.

Alle diese Canäle sind, wie der Hoden mit seinen Vasa deferentia, von der Fortsetzung der äussern Hülle des erstern wie von einem Peritoneum überzogen und an ihren gegenseitigen Mündungen eingeschnürt.

Nach ziemlich gewundenem Verlauf durchbricht der Ductus ejaculatorius den dorsalen Theil des Penis (Taf. 11, Fig. 1 *De*) und ist hier so mit der Chitinröhre desselben verwachsen, dass an Macerationspräparaten beide Theile stets fest mit einander verbunden bleiben. An der Durchbruchsstelle liegen die Kerne des umliegenden Gewebes unregelmässig durch einander. Hier verliert auch der Ductus ejaculatorius seine Ringmusculatur und wendet sich dann innerhalb des Penis zur Basis desselben, kehrt aber, ohne dieselbe zu erreichen, nach hinten und aussen zurück. Der Penis selber (Taf. 11, Fig. 1) liegt in der Einstülpung einer hügelartigen Erhebung des 9. Segments, welche dorsalwärts, unter dem Subanalstück, eine über dem Penis liegende Klappe (*Lp*) bildet. Ventralwärts zeigt jene Erhebung des Genitalsegments (*Pr*) aussen eine Bekleidung mit Chitinzähnen (*a*), welche nach vorn gerichtet sind. Die Hypodermis zeigt bis hierher dieselbe Art von Kernen wie überall am Körper. Von da an aber, wo die Einstülpung nach innen beginnt, bilden die hypodermalen Zellen in allmählichem Uebergang eine Lage von grössern, cubischen Zellen, welche bis dahin reicht, wo die Chitinhülle des Penis mit dem Segment verwachsen ist (*c*). Bis hierher trägt auch die so veränderte Hypodermis einen dichten Belag von farblosen Chitinzähnen (*b*). In der Nähe jener Verwachsungsstelle werden die cubischen Hypodermiszellen immer flacher und gehen allmählich in das äussere Epithelhäutchen über, während die Chitinzähne gleichfalls allmählich verschwunden sind.

Der Penis stellt einen von einer starkwandigen Chitinröhre (*d*)

gebildeten Cylinder dar, dessen abgerundete und geschlossene Basis im 6. Segment über dem 4. Abdominalganglion (*G*) liegt. Der nicht frei liegende Theil dieser Röhre ist, wie erwähnt, von einem Epithelhäutchen mit platten Kernen überzogen, an welchem Zellgrenzen nicht zu erkennen sind. Die innere Auskleidung der Chitinröhre ist bis ungefähr hierher von derselben Art. Verfolgt man die Wand der letztern von der Verwachsungsstelle an nach hinten zu weiter, so ist zu bemerken, dass die Kerne der innern Hypodermis immer grösser werden. Die Chitinlamelle bildet nach dem Ende der Röhre zu einen Belag von dicht stehenden, starken Stacheln (*d'*), der sich auch auf ihre Einstülpung zum Lumen des Penis fortsetzt, sich aber weiter nach innen allmählich verliert. Die Stacheln sind an der Aussenseite nach dem Grunde des Penis gerichtet und behalten diese Lage bei der Einstülpung bei, so dass sie also im Lumen der Röhre nach deren Mündung zeigen. Wo hier im Innern dieser Stachelbelag allmählich aufhört, hat sich das Lumen der Peniströhre beträchtlich erweitert, um sich aber bald wieder zu verengen. Verfolgt man von hier aus seine Chitinauskleidung weiter zurück, so ist zu sehen, dass die grossen Hypodermiskerne kleiner werden und dass erstere die unmittelbare Fortsetzung von derjenigen des Ductus ejaculatorius ist.

Die dorsale Wand des vorhin erwähnten Lumens der Peniströhre bildet nun in demselben zwei eigenthümliche Stücke. Das mehr nach der Mündung zu liegende stellt einen gelappten, gefalteten Kolben (*k*) dar mit ziemlich dünnem Chitinbelag. Nach dem Grunde des Penis zu wird der Kolben immer kleiner, und auf einer Hypodermis mit starken Kernen erblickt man hier ein sägeartiges Chitingebilde (*C*), dessen Zähne nach aussen gerichtet sind, und von welchen der letzte einen längern spitzen Stachel bildet.

Das ganze Copulationsorgan ist zum Zweck seiner Function mit mehreren Muskeln versehen. Im Innern desselben ist an seiner Basis ein Bündel quer gestreifter Fasern (*Rt*) angeheftet, welches nach aussen geht und sich an den Grund der Peniseinstülpung und deren Umgebung (Ductus ejaculatorius) befestigt. Ein zweites Bündel von Muskelfasern (*Ba*) umfasst den Grund der Peniströhre von aussen vollständig, aber nur auf eine kurze Strecke. Es entstehen daraus, noch innerhalb des 6. Segments, zwei lange Muskelzüge (*La*), welche rechts und links vom Penis, sich immer weiter von ihm entfernend, verlaufen und an den Grund jener kegelförmigen Erhebung des Genitalsegments gehen. Hier vermischen sich die Fasern mit den Muskeln, welche die Bewegung der Lateralklappen vermitteln. Eine dorsale

Muskellage (*Do*) theilt sich in zwei Züge, welche jederseits schief von oben und hinten nach unten und vorn gehen, wo sie am 8. Segment inseriren.

2. *Hydrocampa nymphaeata* L.

Die Segmentverhältnisse von *Hydrocampa nymphaeata* zeigen grosse Aehnlichkeit mit denjenigen bei der soeben betrachteten *Aglossa pinguinalis*. Die einzelnen Segmente sind bei dieser Form schmal und lang. Auch hier zählt man zunächst 7 Segmente, die mit ihren Einstülpungen an Längsschnitten genau gegenüber liegen, und davor ein erstes Segment, welches nur noch als Tergit vorhanden ist. Die Ventralseite zeigt indessen, dass zu Sternit 8 und 9 nur ein Tergit gehört, so dass auch hier die Annahme einer Verwachsung des 8. und 9. Tergits nahe liegt. Der segmentale Borstenbesatz setzt sich aber als Grenze des 8. Segments auch auf dessen Dorsalstück fort, so dass äusserlich von dieser Verschmelzung nichts zu sehen ist. Erst ein mikroskopischer Längsschnitt zeigt diese Verhältnisse.

Das 9. Segment (Taf. 7, Fig. 3 u. 4) ist durch ein jederseitiges Gelenk in ein Dorsalstück (*R'*) und ein Ventralstück (*R*) getrennt. Das Sternit ist nur schmal und sendet unter das vorhergehende eine spatelförmige Einstülpung (*Sa*), die aber bei *Hydrocampa* nur schwach entwickelt ist. Das Genitalsegment trägt zwei grosse Lateralklappen (*L*), deren innere hohle Fläche mit parallelen Längsriefen versehen ist, welche Borsten tragen (Taf. 7, Fig. 5); aussen sitzt auf jeder Klappe ein Büschel stärkerer Borsten (*r*). Die Lateralklappen besitzen eine leistenförmige Chitinverstärkung (*O*), deren Basis an der gelenkigen Unterbrechung von Sternit und Tergit liegt, so dass also an dieser Stelle 3 Condylä mit einander articuliren (*d*).

An das Tergit des 9. Segments schliesst sich ein ziemlich langes, schmales und zugespitztes Supraanalstück (*Sp*) an, welches an seiner Basis eine stärker chitinisirte Platte bildet. Es ist kahnförmig ausgehöhlt und an seinen Rändern durch Leisten verstärkt, welche am Grunde kurz umgebogen und abgerundet sind (*b*). Mit den so entstandenen Enden articulirt je ein Condylus (*c*) eines Subanalstücks (*Sb*) mit verstärkten Rändern, dessen Spitze (*e*) gleichfalls kahnförmig hohl und umgeklappt ist. Die Spitze ist am Ende kurz umgebogen und zeigt einige starke Zähne. Zwischen beiden Platten liegt die Analröhre. *Hydrocampa* zeigt also wie *Aglossa* ein Abdomen aus 10 Segmenten.

Die ersten derselben bis zum 4. hin enthalten einen Hohl-

raum, der vorn von einer nur schmalen Fettkörperlage eingeschlossen ist, deren Bindegewebe seine Auskleidung liefert, ein dünnes Häutchen mit platten Kernen. Die Anordnung der Organe im Abdomen ist im Allgemeinen dieselbe, wie sie vorher beschrieben worden ist.

Abweichend von *Aglossa* liegt der Hoden von *Hydrocampa* im 5. Segment. Er ist klein und kugelförmig. Aeussere sowie innere Hülle desselben sind verhältnissmässig dick und enthalten ziemlich grosse, platte Kerne. Die äussere Hülle steht mit dem Bindegewebe des Fettkörpers in Verbindung. Die innere Haut sendet in das Innere des Hodens einige Septen mit platten Kernen, welche, wie es scheint, das Organ in 8 Kammern theilen. Auch hier ist eine Trennung derselben nicht möglich, da sie von keiner besondern dritten Haut ausgekleidet sind. Sie enthalten dichte Ballen von Spermatozoen und ausserdem grössere Zellencomplexe, welche die verschiedensten Stadien der Spermatogenese darstellen, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll. Einige Tracheenäste treten an den Hoden heran, deren feinere Verzweigung im Innern nicht zu erkennen war. Ein Hodenpigment ist nicht vorhanden.

An den Hoden schliessen sich die beiden Vasa deferentia (Taf. 8, Fig. 4) an. Ihre Wandung ist dick, das Lumen mehr oder weniger sternförmig. Die gestreckten, zugespitzten Kerne färben sich intensiv und zeigen dann eine körnige Structur. Sie liegen dicht bei einander.

Jedes Vas deferens setzt sich nach kurzem Verlauf in einen Canal (Taf. 8, Fig. 4 *J*) fort, dessen Bau dem des erstern ausserordentlich ähnlich (Taf. 9, Fig. 8), der aber deutlich von ihm abgesetzt ist. Er ist schmaler als das Vas deferens. Seine Wandung ist stark; die Kerne sind spindelförmig. Sie sind vom Lumen des Canals weggerückt und liegen mehr nach aussen, aber nicht so dicht bei einander wie im Vas deferens. Zellgrenzen sind in dem ziemlich homogenen Plasma beider Gänge nicht zu erkennen.

Das runde Lumen dieser Schaltstücke setzt sich in einen ebenfalls deutlich abgesetzten Canal fort (Taf. 8, Fig. 5 *Vs*), dessen Bau im Anfangstheil (Taf. 9, Fig. 11) von dem der erstern abweicht, indem sein Lumen viel weiter ist, die Kerne fast cubisch sind. Das Lumen wird aber nach dem hintern Körperende zu bedeutend enger, während die Wände dünn, die Kerne platt werden (Taf. 9, Fig. 12). Diese enge Röhre zieht sich jederseits bis zum Beginn des 7. Segments und wendet sich dann zurück. Je mehr sie sich dabei dem Hoden nähert, desto stärker werden ihre Wandungen wieder, und desto mehr strecken sich auch deren Kerne. Der Canal erweitert sich nun zu seiner an-

fänglichen Grösse und geht in die paarigen Drüsenschläuche (Taf. 8, Fig. 5 *E*) über. Spermatozoenbündel bilden auf der ganzen Strecke seinen Inhalt.

Die paarigen Drüsen sind bei *Hydrocampa* verhältnissmässig kurz. Die soeben erwähnte Mündungsstelle lässt auch an ihnen wieder zwei Theile unterscheiden, welche aber histologisch nicht verschieden sind. Die paarigen Schläuche haben ein weites Lumen, starke Wandung und grosse Kerne, die am Anfangstheil, an der Mündung der accessorischen Drüsen, schwach cylindrisch sind (Taf. 9, Fig. 14), nach der gemeinschaftlichen Mündung zu cubisch werden (Taf. 9, Fig. 17). Die innere, dem Canal zugewendete Grenze ist gewöhnlich in Folge der Secretions-thätigkeit nicht scharf.

Die accessorischen Drüsen (Taf. 8, Fig. 5 *A*) erstrecken sich von ihrer eben erwähnten Mündungsstelle aus nach hinten, bilden hier einige Schleifen und kehren mit ihrem blind geschlossenen Ende eine kurze Strecke nach vorn zurück. Die Zellen scheinen sich durch hellere Streifen im Plasma etwas abzugrenzen. Die Kerne sind dick, schwach cylindrisch bis cubisch, am Ende des Canals (Taf. 9, Fig. 19) fast platt. Der Drüseninhalt besteht aus runden Körnern, die sich in demselben Grad wie das Plasma färben.

Die paarigen Drüsen münden nach Aufnahme ihrer Verbindung mit den Vasa deferentia gemeinschaftlich in einen ersten unpaaren Drüsenschlauch (Taf. 8, Fig. 6 *C*), der bei *Hydrocampa* bedeutend in der Länge entwickelt ist. Jene Mündung liegt im 5. Segment, und der Gang erstreckt sich auf seinen Uförmigen Windungen bis in das 7. Segment. Anfangs ist seine Wandung dick; die Kerne sind spindelförmig (Taf. 10, Fig. 2); das Secret zeigt die Sternform wie bei *Aglossa*. Bald aber wird die erstere ziemlich dünn und ihre Kerne platt (Fig. 3), und in diesem Theil des Canals hat das Secret, wie bereits vorher bemerkt, in allen Theilen durch die Conservirungsflüssigkeit beeinflusst, die Gestalt von Ballen runder Körner, die den äusserlichen Eindruck wie Fetttropfen machen und deren Ränder sich schwach gefärbt haben.

Dieser Schlauch steht mit einer zweiten unpaaren Röhre in Verbindung (Taf. 8, Fig. 6 *D*), welche aus schmalen, dichter bei einander liegenden Zellen mit cylindrischen Kernen gebildet wird (Taf. 10, Fig. 11). Der Inhalt der Drüse ist derselbe, wie er an entsprechender Stelle bei *Aglossa* gefunden wurde, bröcklige Massen, die trockenem Eiweiss ähnlich sehen. Die Mündung erfolgt mittels eines kurzen

Schaltstückes (Fig. 12) mit dicker Wandung und engem Lumen, welches in die dritte unpaare Drüse führt (Taf. 8, Fig. 6 *G*).

Fiel dieselbe bei *Aglossa* durch ihre ausserordentliche Grösse auf, so ist sie hier bei *Hydrocampa* nicht stärker entwickelt als die andern Schläuche. Die Kerne sind ziemlich platt und werden nach der Mündung zu gedrungen cylindrisch (Taf. 10, Fig. 16). Der Inhalt der Röhre erscheint fein faserig bis homogen und wird durch Farbstoffe ebenso gefärbt wie das Plasma. Sie mündet, ohne grosse Krümmungen zu machen, innerhalb des 6. Segments in den Ductus ejaculatorius (Taf. 8, Fig. 6 *De*).

Letzterer zeigt bei *Hydrocampa* eine bedeutende Länge. Er geht von der eben bezeichneten Mündungsstelle nach vorn zum Grunde des 6. Segments, biegt dann dorsalwärts um und wendet sich nach der Ventralseite, wo er im 7. Segment an den Penis geht. Letztere Stelle liegt fast unmittelbar über dem Ursprung des Ductus an der dritten unpaaren Drüse. Während die Musculatur ihn in jenem ersten Theil allseitig und gleichmässig umgiebt, wie ein Querschnitt zeigt, ist sie im zweiten Theil, von jener Umbiegung an, ventral ausserordentlich stark entwickelt. Das Lumen des Ductus ejaculatorius ist sternförmig und sehr eng. Er ist von einer ziemlich starken, farblosen Chitinlage begrenzt, die von einer darunter liegenden kleinzelligen Hypodermis gebildet wird.

Vom Hoden an bis hierher sind alle Theile mit einer Peritonealhülle überzogen, der Fortsetzung der äussern Haut des Hodens. Die Mündungen der einzelnen Drüsenschläuche sind durch Einschnürungen gekennzeichnet, in deren Umgebung die Kerne mehr cylindrisch sind und Verwerfung durch einander zeigen.

Der Penis¹⁾ (Taf. 11, Fig. 2) liegt in einer kegelförmigen Erhöhung des 9. Segments, welche dorsal einen auf beiden Seiten mit Borsten besetzten Deckel (*Lp*) für die Penisöffnung bildet. Wo sich der Kegel erhebt, zeigt er ventral eine stärker chitinisirte Platte (*t*), die eben solche Borsten trägt. An ihrem Ende ist die Erhebung in sich selbst zurückgestülpt, und der dadurch entstehende Chitinsack geht gebogen nach der Ventralseite des Abdomens, wo seine geschlossene Basis im 6. Segment über dem 4. Abdominalganglion (*G*) liegt. Bis zur Verwachsungsstelle mit dem Körper des Penis (*c*) ist

1) Die Art und Weise der Darstellung des Baues vom Penis weicht hier von derjenigen ab, wie sie bei *Aglossa* gegeben wurde. Beide Beschreibungen entsprechen aber den thatsächlichen Verhältnissen, wie sie an Längsschnitten gefunden wurden.

die Chitinbedeckung dicht mit Stacheln versehen, die hier mehr das Aussehen starker Borsten haben. Die Grundlage derselben ist eine Hypodermis, deren etwas platte Kerne sich vor der gewöhnlich vorhandenen Hypodermis durch ihre Grösse auszeichnen, besonders an einer dorsalwärts gelegenen Stelle. Nach dem Grunde des Chitinsackes, von der Verwachsungsstelle an, werden diese Kerne wieder zart und platter und gehören einer dünnen Membran an, welche ihn umkleidet.

Der Chitinsack des Penis ist nur da durchbrochen, wo der Ductus ejaculatorius mündet. Dieser dringt (Taf. 11, Fig. 2 *De*) in gewundenem Verlauf in das Innere, erweitert sich hier bald und ist in diesem Theil, dem Penislumen, mit Borsten von derselben Art, wie vorher erwähnt, ausgekleidet. Das Lumen wird nun noch weiter, und in dasselbe hinein ragt eine kolbenartige Bildung, welche einen dicken, abgerundeten Chitinzahn (*C*) trägt, der nach den Seiten flach abfällt. Hinter diesem Gebilde, nach der Mündung zu, wird das Lumen des Penis wieder eng, und schliesslich schlagen sich die Innenwände nach aussen um bis zu der Verwachsungsstelle mit der Einstülpung des Genitalsegments. Die Chitinwand des eigentlichen Peniskörpers ist also eine ununterbrochene Fortsetzung der Chitinauskleidung des Ductus ejaculatorius. Die darunter liegenden hypodermalen Zellkerne werden nach der Mündung zu grösser und zeigen ihre stärkste Entwicklung unter dem beschriebenen Chitinzahn.

Die dem Penis angehörige Musculatur zeigt dieselbe Anordnung, wie sie bei *Aglossa* beschrieben wurde. An die Biegung des Ductus ejaculatorius im Innern des Penis treten Muskeln (*Rt*) heran, welche an der Basis des Chitinsackes entspringen und bis in die Region des Kolbens gehen. Den Basaltheil des Sackes umgiebt eine äussere Muskelhülle (*Ba*), die sich nach hinten in zwei Längszüge (*La*) gabelt, welche jederseits an den Grund der Einstülpung des Genitalsegments ziehen. Hier treten ihre Fasern in diejenigen Muskeln hinein, welche zur Bewegung der Lateralklappen dienen. Ein dorsales Muskelbündel (*Do*) geht jederseits schräg nach vorn und unten zum 8. Segment.

3. *Crambus pratellus* L.

Diese Form hat im Bau ihres Genitalapparats sowie in der Segmentirung grosse Aehnlichkeit mit *Aglossa* und *Hydrocampa*. Es seien deshalb hier nur einige specielle Eigenthümlichkeiten von *Crambus* erwähnt.

Der Tergit des gelenkig unterbrochenen 9. Segments (Taf. 7, Fig. 9 *R'*) ist sehr stark entwickelt und zu den vorhergehenden Seg-

menten schief gestellt, was damit in Zusammenhang steht, dass das Abdominalende sammt den Lateralklappen in der Ruhe tief in das vorhergehende Segment zurückgezogen ist, so dass man es bei der Präparation erst hervorziehen muss. Mit dieser Lage in Beziehung steht jederseits ein Muskelzug (Taf. 11, Fig. 8 u. 9 s), der zu einer starken Chitinplatte (*mn*) geht, welche aus der Verwachsung der dorsalen Chitinlamellen des 7. und 8. Segments hervorgegangen ist, deren Einstülpung auf beiden Seiten, nicht aber in der dorsalen Mitte, sehr tief geht. Diese Chitinplatten sind am Ende umgebogen (*n*), und auf dieser Umbiegung entspringt je ein solcher Muskelzug. Der Mechanismus der einzelnen Theile und die damit zusammenhängende Musculatur des Abdominalendes ist bei *Crambus pratellus* eine äusserst complicirte.

Der Hoden ist ziemlich gross. Er liegt im 5. Segment unter dem Rücken. Pigment ist in seiner Hülle nicht vorhanden.

Die Vasa deferentia, welche in ihrem Ursprung am Hoden (Taf. 7, Fig. 21) rundliche Kerne haben, zeichnen sich sonst durch die in ihrer dicken Wand liegenden flaschen- oder keulenförmigen Kerne aus (Taf. 9, Fig. 9), welche dicht neben einander liegen. Der dickere Theil derselben zeigt eine granulirte Structur; der schmalere färbt sich intensiv und gleichmässig. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen ist nicht vorhanden. Das nach dem Lumen zu liegende Plasma sieht schaumig aus.

Die sich anschliessenden Ausführgänge sind nach demselben Princip gebaut wie bei den vorigen Formen.

Der Anfangstheil des Ductus ejaculatorius (Taf. 11, Fig. 12), welcher vielfach gewunden ist, zeigt dagegen ein weites Lumen mit geringer entwickelter Musculatur als sein letzter Theil, welcher dorsal in den Penis mündet.

Der Penis ragt aus dem sehr kleinen Kegel des Genitalsegments weit heraus und bildet dorsal einen stark chitinisirten, abwärts gekrümmten Stachel an seiner Einstülpung. Die Art der Darstellung seines Baues, wie sie bei *Hydrocampa* gegeben ist, liesse sich hier nicht übertragen. Er ist vielmehr dem Penis von *Aglossa* ähnlich, so dass auf die Zeichnung (Taf. 11, Fig. 6) verwiesen werden kann.

4. *Asopia farinalis* L.

Asopia farinalis, *Aglossa* ja auch systematisch ganz nahe stehend, stimmt in der Segmentirung und im Bau des Geschlechtsapparats fast mit ihr überein. Erwähnt sei nur, dass der nicht pigmentirte Hoden

im 4. Segment, die Basis des stark ventral gekrümmten Penis im 6. Segment bei dem 4. Abdominalganglion liegt. Das Chitingebilde im Penis ist ein langer, leicht gebogener Stachel, welcher dorsal liegt.

Das Supraanalstück ist kurz und breit; seine beiden umgebogenen Condylī sind fast so gross wie dieses Stück selbst (vgl. Taf. 7, Fig. 6).

5. *Tortrix viridana* L.

Die Segmentirung des Abdomens zeigt bei *Tortrix viridana* die bereits für andere Formen geschilderten Verhältnisse. Die hügelartige Erhebung des 9. Segments innerhalb der Lateralklappen, aus welcher der Penis hervorragt, ist hier nur gering entwickelt und bildet keine deckelartige Falte über der Penismündung. Das Dorsalstück dieses Segments bildet jederseits von der Analröhre eine hohle, auf der Oberfläche mit Borsten besetzte Schuppe (Taf. 7, Fig. 10 *Sch*), die nach innen geklappt ist. Die Lateralklappen (*L*) besitzen eine articulirende Chitinleiste (*O*) und ragen mit ihrer Basis noch in die Wand der spatelförmigen, taschenartigen Ausstülpung des 8. zum 9. Segment. Ihre Spitze ist abgerundet, stark chitinisirt und mit stärkern Borsten besetzt. Supraanalstück und Subanalstück sind nur schwach entwickelt.

Der im vordern Theil des Abdomens gelegene Hohlraum erstreckt sich durch 4 Segmente, ist aber ziemlich unbeständig, mitunter auf ein Minimum reducirt. Die ihn auskleidende Membran ist pigmentirt.

Der Hoden liegt im 5. Segment, jedoch meist so, dass sich ein Theil davon noch im 4. Segment befindet. Er ist apfelförmig und meist mit einer dorsalen Furche versehen. Druckeffecte, durch die benachbarten Organe verursacht, sind häufig, so dass der Hoden mitunter polyedrisch, oft ganz verzerrt aussieht. Seine äussere Bekleidung sowie die des ganzen innern Genitalapparats bildet das bekannte Peritoneum, hier mit platten, etwas gedrunenen Kernen versehen. Unter dieser Haut liegt die innere Hülle des Organs mit ihren Septen, und dieselbe ist der Sitz eines rothen Pigments, welches aus sehr kleinen, runden Körnchen besteht, die dicht beisammen liegen (Taf. 8, Fig. 20). Wegen der Anwesenheit dieses Farbstoffs ist die Kammerung des Hodens eine sehr deutliche. Wie die Abbildung zeigt, verlaufen die Septen auf einem ungefähr durch die Mitte gelegten Querschnitt spiralig, und zwar wie Radien nach einem gemeinsamen Centrum, und lassen eine Theilung in 8 solcher Interseptalräume erkennen, welche mit Bündeln von Spermatozoen und spermatogenetischen Zellenhaufen angefüllt sind. Eine deutliche Verzweigung der an den Hoden tretenden

Tracheen im Innern desselben liess sich nicht mit Sicherheit feststellen, obwohl eine solche nicht bestritten werden soll.

Ein Blick auf die sich dem Hoden anschliessenden ausführenden Genitalwege (Taf. 8, Fig. 10—12) zeigt, dass deren Anordnung von den vorigen Formen nicht abweicht.

Vasa deferentia und besonders die sich anschliessenden Schaltstücke sind breit und ziemlich kurz. Die Kerne der erstern sind gedrungener, als wie sie für *Aglossa* dargestellt sind. Das Schaltstück st von dem sich weiter anschliessenden, stark erweiterten Theil ganz scharf durch Einschnürung und Kernverwerfung abgesetzt, verengt sich in kurzem Verlauf nach hinten, während seine ursprünglich cylindrischen Zellen platt geworden sind, zu einem dünnwandigen Canal, der sich nach seinem Umbiegen nach vorn wieder erweitert. Seine Kerne werden dabei allmählich stärker (Taf. 10, Fig. 24), und er mündet mitten im Verlauf der paarigen Drüsen (Taf. 8, Fig. 11 *E*), sich an dieser Stelle von dem histologischen Bau der letztern kaum unterscheidend.

Die paarigen Drüsen bestehen aus cubischen Zellen, deren Plasma zackig in das Lumen vorspringt. Der erste Theil eines jeden Schlauchs steht mit einer accessorischen Drüse (Taf. 8, Fig. 11 *A*; Taf. 9, Fig. 20 u. 23) in Verbindung. Beide Schläuche münden gemeinschaftlich in das erste (Taf. 10, Fig. 4) der drei unpaaren Drüsenstücke, von denen das mittlere (Taf. 10, Fig. 13) wieder dicht gedrängte, schmale Cylinderzellen und im Innern das charakteristische bröcklige Secret zeigt. Durch ein kurzes Schalstück erfolgt die Verbindung mit dem dritten unpaaren Schlauch (Taf. 10, Fig. 17). Derselbe ist auch bei *Tortrix viridana* ziemlich entwickelt. An der Mündung in den Ductus ejaculatoris fällt eine eigenartige Verschiebung der Kerne auf, wie sie für *Tinea granella* auf Taf. 10, Fig. 18 dargestellt ist.

Der Ductus ejaculatorius ist ziemlich lang und gewunden. Er geht zunächst nach hinten und hat auf dieser Strecke ein etwas weites Lumen, wendet sich dann dorsal, wobei letzteres eng wird, und bildet dann eine Schleife, deren zum Penis gehender Schenkel durch eine sehr starke Muskellage ausgezeichnet ist. Diese geht aber vor der Mündung des Ductus auf ihre gewöhnliche Dicke zurück. Die Hypodermislage des Ganges ist ziemlich dick, mit kommaförmigen Kernen. Die darüber liegende Chitinschicht ist ebenfalls stärker als bei den vorher beschriebenen Formen.

Der auf Taf. 11, Fig. 7 dargestellte Längsschnitt durch den Penis zeigt, dass er keine bedeutenden Abweichungen im Bau aufweist.

Sein basaler Theil steckt nur wenig in der eingestülpten Erhebung des Genitalsegments. Der grösste Theil der Chitinröhre ragt frei hervor und bildet dorsalwärts einen gelappten und gefalteten Deckel (*Vg*), ist aber dann in sich selber zurückgestülpt und bildet im Innern eine Menge unregelmässiger Falten und Lappen, deren Chitinbelag aus einer stark entwickelten Hypodermis entstanden ist und in denjenigen des Ductus ejaculatorius übergeht. Letzterer mündet dorsal in die Peniströhre und hat innerhalb derselben den bekannten, nach vorn und hinten gehenden Verlauf. Im Innern des Penis fällt, über einer stärkern, kolbenartigen Falte gelegen, ein Gebilde auf, welches aus einer plattenförmigen Chitinverdickung besteht, auf der 6 nicht sehr stark entwickelte und nach der Mündung des Penis hin gerichtete Stacheln stehen (*C*). Auch hier sind die darunter liegenden Hypodermiszellen vor allen andern am stärksten entwickelt.

Die Innenmusculatur des Penis besteht aus einem Bündel von Fasern (*Rt*), welches am Grunde der unten geschlossenen Chitinröhre entspringt und zum Grunde der Biegung des Ductus ejaculatorius geht. Die Fasern umgeben diesen Gang und erstrecken sich weit nach der Penismündung zu, oft dicht an die Innenwand des Penis gedrängt und überall in die oben erwähnten Lappen dringend. Da der Grund der Peniströhre nicht im 6., sondern im 7. Segment liegt (das 4. Abdominalganglion befindet sich auch hier im 6. Segment), so sind ihre Aussenmuskeln etwas anders angeordnet. Die basale Muskellage (*Ba*) ist nicht sehr stark; aber ihre lateral abgehenden Züge (*La*), welche im Bogen zur Einstülpung des 8. zum 9. Segment gehen, sind ziemlich entwickelt. Die unter der Musculatur des Ductus ejaculatorius liegenden Fasern (*Do*) sind hier mehr in der Fläche entwickelt als die dorsalen Penismuskeln der andern Formen.

6. *Tinea granella* L.

Diese Form hat ein aus 10 Segmenten bestehendes Abdomen, von denen das 1. nur als Tergit vorhanden ist, das 8. und 9. dorsalwärts verschmolzen sind. Am Grunde des 8. Dorsalstücks findet sich in der Medianebene eine Verstärkung des Chitins, welche nach beiden Seiten in Form einer Leiste selbständig wird, sich nach der Ventralseite zu aber allmählich verliert. Diese Leiste schiebt sich weit unter das 8. Segment und zeigt auf ihrer Oberfläche eine labyrinthartige Sculptur, auf deren Erhöhungen Borsten stehen, jederseits zu einem langen Büschel vereint. Die Borsten sind lang und spatelförmig, mit ihren breiten Flächen zu mehreren an einander

liegend. Eine ähnliche Bildung wie die soeben beschriebene zeigt die Einstülpung vom 7. zum 8. Segment. An alle 4 Stellen treten starke Muskelzüge heran.

Das 9. Segment (Taf. 7, Fig. 14) zeigt wieder zwei gelenkig unterbrochene Theile. Das kleinere Ventralstück (*R*) derselben bildet mit dem vorhergehenden Segment eine stark entwickelte, spatelförmige Einstülpung (*Sa*), deren Grund im 6. Segment liegt. Die Lateralklappen (*L*) sind lang, und ihre verstärkenden Chitinleisten (*O*) theilen sich basalwärts in zwei Condyli, deren einer an das laterale Gelenk des Segments geht und von welchen der andere mit einer andern Chitinleiste in Verbindung steht. Diese bildet die äussere Verstärkung einer eigenartigen Klappe (*h, i, k*), welche die Ventralseite des Genitalsegments bedeckt.

Dorsalwärts schliesst sich das capuzenförmige, an den Rändern beborstete Supraanalstück (*Sp*) an, in bekannter Weise mit dem Subanalstück verbunden (*b*). Letzteres ist hier nicht in eine Spitze ausgezogen, sondern zeigt an dieser Stelle eine eigenartige Bildung seiner Randleisten (*e*). Zwischen beiden Analstücken ragt die Anallöhre hervor.

Hinter dem Hohlraum im vordern Theil des Abdomens liegt im 4. Segment der Hoden. Von seinen beiden Hüllen enthält die innere Pigmentkörner, wenn auch nicht in der Menge wie bei *Tortrix viridana*. Sie geben dem Hoden seine karminrothe Farbe. Die Septen der innern Haut bilden eine Anzahl sehr unregelmässiger Kammern. Von den an den Hoden herantretenden Tracheen konnten Spuren im Innern nur in geringer Zahl wahrgenommen werden.

Die Vasa deferentia (Taf. 8, Fig. 9 *Vd*), über deren Bau sich nichts Besonderes sagen lässt, haben an ihrem Anfang ein weites Lumen, das sich aber sehr bald verengert und in das des Schaltstückes (Taf. 8, Fig. 9 *J*) übergeht. Letzteres mündet, deutlich abgesetzt, in einen erweiterten kurzen Theil (*Vs*), dessen nicht sehr starke Wandung schwach cylindrische Kerne besitzt. Dieses Stück verengt sich sehr bedeutend; seine Wände werden dünn, seine Kerne sehr platt, und so erstreckt es sich weit nach hinten, wo es umbiegt und sich wieder nach vorn wendet. Seine Mündung, an welcher die Kerne wieder cylindrisch geworden sind und dicht bei einander liegen, befindet sich mitten in dem Verlauf der paarigen Drüsen (Taf. 8, Fig. 7 *E*).

Letztere sind sowohl in der Länge als in der Dicke stark entwickelt (Taf. 9, Fig. 15) und stehen an ihrem Anfang (Taf. 9, Fig. 16) mit je einem accessorischen Drüsenschlauch (Taf. 9, Fig. 22) in Zu-

sammenhang, dessen Wandung besonders nach seinem Ende zu stark verdickt ist. Der Inhalt der paarigen Drüsen besteht aus Spermatozoenbündeln.

Er ergiesst sich in den anschliessenden ersten unpaaren Drüsen-schlauch (Taf. 8, Fig. 8 *C*; Taf. 10, Fig. 5 u. 6), dessen Entwicklung nicht weniger mächtig ist. Ein zweiter Abschnitt desselben (Taf. 8, Fig. 8 *a*) schliesst sich mittels eines Schaltstücks an den zweiten unpaaren Drüsengang (Taf. 8, Fig. 8 *D*), dessen schlanke Cylinderzellen und bröcklicher Inhalt ihn sofort kennzeichnen (Taf. 10, Fig. 10). Ein Schaltstück am Ende führt in die dritte der unpaaren Drüsen (Taf. 8, Fig. 8 *G*), welche sich auch hier durch ihre Grösse auszeichnet, Sförmig in dem Abdomen liegt und in den Ductus ejaculatorius mündet. Ihr Bau ist von dem der bisher beschriebenen Formen etwas abweichend. Während die Zellen der nach der Mündung zu liegenden Theile der Wandung schwach cylindrisch bis cubisch sind (Taf. 10, Fig. 18), haben sie im Anfangstheil dieser Drüse (Taf. 10, Fig. 19) eine schlanke, nach dem Lumen zu abgerundete, an der Basis zugespitzte Gestalt. Auch liegen sie nicht gleichmässig neben einander, sondern drängen sich gruppenweise zusammen, so in das Lumen des Ganges vorspringend. Ein Querschnitt aus dieser Region macht ungefähr den Eindruck einer quer geschnittenen Darmwand. Nach der Aussenwand hin sind die Grenzen dieser Zellen undeutlich, und das Plasma bildet hier eine einzige Lage von netzförmiger Structur. Der Uebergang beider Zellarten der Drüsenwand ist ein allmählicher. An der Mündung der Drüse in den Ductus ejaculatorius sind die Zellen nach innen gedrängt und hören dann plötzlich auf. Eine ganz kurze Strecke weit bemerkt man jetzt nur die Peritonealhülle und die darunter liegende Hypodermis mit äusserst dünnem Chitinbelag (vgl. diese Verhältnisse bei *Tortrix viridana*). Die beiden letztern werden allmählich stärker, und zwischen Hypodermis und äusserer Hülle treten, zuerst in ganz geringer Menge, Muskelfasern auf. Auch die Muscularis verstärkt sich nun, und bald zeigt der Ductus ejaculatorius das bekannte Bild. Im Anfangstheil ist er so weit wie die Mündung der anschliessenden Drüse. Sein Lumen wird dann sternförmig, und der Gang verläuft nun ausserordentlich gewunden, während seine Chitinauskleidung eine immer dicker werdende Schicht bildet.

Der Penis (Taf. 9, Fig. 1) zeigt in seinen Einzelheiten manches, was von den bisher beschriebenen Formen abweicht. Bisher sah man den Ductus ejaculatorius dorsalwärts in das Copulationsorgan münden, während der Grund der Penisröhre geschlossen war. Bei *Tinea*

granella dagegen dringt er in die Basis der letztern ein, welche hier weit offen ist, und bildet daselbst eine Anzahl von kurzen, starken Windungen, die von Muskeln dicht umgeben sind. Der Grund der Peniströhre liegt im 6. Segment, das 4. Abdominalganglion aber hart an der Grenze vom 6. zum 7. Segment. (Indessen ist hierbei zu bemerken, dass das 1. Abdominalganglion ebenfalls eine Verschiebung nach dem 3. Segment hin zeigt.)

Die Peniströhre ragt weit aus dem Kegel des Genitalsegments hervor, ist an ihrer Mündung unregelmässig gelappt und gefaltet und bildet ventralwärts einen eben solchen Deckel (*Vg*), welcher die Genitalöffnung verschliesst. Das Lumen des Organs kann man wieder als die erweiterte Fortsetzung des Ductus ejaculatorius auffassen. Seine innere Chitinwandung ist in zahlreiche regelmässige, ringförmige Falten angeordnet (Fig. 1 *b*; Fig. 3), welche besonders zart dorsalwärts sind. Ihre Grundlage ist eine Hypodermis, die der Chitinwand der Röhre fest anliegt.

Im Lumen des Penis erblickt man drei Gebilde: einen kolbenartigen Körper (*K*), einen Chitinstab (*C*) und eine secundäre Chitinscheide (*e*). Die Lage und der Zusammenhang dieser Stücke ergibt sich aus einer Combination des Längsschnittes Taf. 9, Fig. 1 und des Querschnittes Fig. 2. Der Kolben zeigt denselben Bau wie die innere Auskleidung der Peniströhre, ist aber noch viel mehr gefaltet und gelappt (vgl. Fig. 4). In ihn treten Muskelfasern von der Basis des Penis hinein. Das stabförmige Chitingebilde ist ein langer, spitzer, sehr starker Stachel, auch hier eine Bildung der innern Chitinauskleidung des Penis darstellend; an seiner Basis tritt die erwähnte Chitinscheide auf, welche die Zeichnung bei *e* im Längsschnitt darstellt.

Muskeln, wie sie vorher von der Basis des Penissackes zum Ductus ejaculatorius gehend beschrieben wurden, sind natürlich hier in dieser Art der Ausbildung nicht vorhanden. Sie werden vertreten durch die den ganzen basalen Theil des Penis dicht anfüllenden Fasern, die sich mannigfach durchflechten und an die Falten und Lappen im Innern des Organs gehen. Sie stellen sich als die unmittelbare Fortsetzung der Musculatur des Ductus ejaculatorius dar. Die äussere Musculatur setzt sich an den ventralen Theil der Peniströhre an (*La*) und endet nach kurzem Verlauf an der Einstülpung des 7. Segments zum 8. Segment. Im Uebrigen ist die Musculatur des ganzen Abdominalendes eine äusserst complicirte.

7. *Tineola biseliella* ZLL.

Eine Betrachtung der Segmente dieser Form lässt 10 derselben erkennen. Eine Verwachsung des 8. und 9. Tergits ist bei *Tineola* nicht vorhanden. Die letzten Abdominalsegmente sind fernrohrartig und ziemlich weit in einander zurückgeschoben, so dass dadurch die am Körperende befindlichen Anhänge stark convergiren und wie eine stumpfe, braune Spitze aus ihm hervorsehen. Am lebenden Thier und an Macerationspräparaten lässt sich das Abdominalende (Taf. 7, Fig. 11) leicht herausziehen und zeigt bei näherer Betrachtung dieselben Theile, wie sie schon öfter beschrieben wurden. Am Ventralstück des 9. Segments ist ein langer Chitinstab (Taf. 7, Fig. 11 f) merkwürdig, der nach vorn bis zum Grunde des 7. Segments reicht; seine Länge fällt vor allem deshalb auf, weil die hintern Segmente besonders schmal und verhältnissmässig lang sind. Ein Querschnitt (Taf. 7, Fig. 12) zeigt, dass jener Stab hohl ist und dass seine Wände nach dem vordern Theil des Abdomens zu dicker werden, bis sie in der Nähe des Penis geschlossen enden. Dieses geschlossene Ende ist von einer sehr starken Muskellage umgeben, welche die Röhre eine Strecke weit begleitet (Taf. 7, Fig. 12 d), sich dann aber in zwei laterale Züge spaltet, die ventralwärts an den Penis herangehen. Das ganze Gebilde ist also wohl eine Modification der mehrfach erwähnten löffelförmigen, ventralen Einstülpung des 8. zum 9. Segment. Seine Musculatur sowie Versuche über seine Bewegbarkeit zeigen, dass es bei *Tineola* mit dem Zweck in Verbindung steht, die stark zurückgezogenen, letzten Abdominalsegmente mit dem Penis hervorzustülpen. Supraanalstück und Subanalstück sind typisch entwickelt und in bekannter Weise verbunden.

Genitalorgane und Drüsenapparat zeigen dieselbe Anordnung und denselben Bau, wie bisher beschrieben. Der Hoden zeigt deutlich 8 Kammern. Die Anhangsdrüsen der paarigen Drüsenschläuche befanden sich bei den untersuchten Exemplaren in sehr starker, excretorischer Thätigkeit (Taf. 9, Fig. 21 u. 24). Der Inhalt des zweiten unpaaren Drüsencanals besteht aus den charakteristischen, amorphen Brocken. Verhältnissmässig gross ist die dritte unpaare Drüse.

Auffallend ist auch bei *Tineola* die Lage der sich hier anschliessenden Theile des ausführenden Geschlechtsweges, wie sie in Taf. 9, Fig. 6 schematisch dargestellt ist und wie sie ähnlich bei *Tortrix viridana* beschrieben wurde. Die dritte unpaare Drüse (G), welche im 5. Segment beginnt, reicht bis in das 7. Segment hinein, wo sich

ihr der Ductus ejaculatorius anschliesst. Anstatt dass letzterer nun, wie bisher fast immer der Fall war, nach einigen Windungen nach dem Hinterende des Körpers zu in den Penis mündet, biegt er ventralwärts durch das 6. Segment zurück bis zum Grunde des 5. Segments. Vor seiner hier liegenden Mündung schwillt die ihn umgebende Musculatur von sonst nicht auffallender Stärke auf der Dorsalseite zu einem sehr starken Muskelballen (Fig. 5 u. 6 *M*) an, der aber schnell zu seiner gewöhnlichen Stärke herabsinkt und in die Basis des Penis hinein geht.

Der Penis liegt mit seinem Grunde im 5. Segment. Das sonst hier ebenfalls liegende 4. Abdominalganglion ist aber trotzdem wie gewöhnlich im 6. Segment zu finden. Der Bau des Penis ist im Princip derselbe, wie er bei der vorher beschriebenen Form sich darstellte. Der Uebergang des Ductus ejaculatorius mit seiner Musculatur in das Innere der Peniströhre erfolgt also an der Basis der letztern. Der Chitinstachel ist nicht von einer secundären Scheide umgeben. Das ganze Organ erscheint sehr lang, einmal wegen seiner Ausdehnung bis ins 5. Segment, andererseits wegen der Länge der Segmente.

8. *Butalis cuspidella* S. V.¹⁾

Während an den bisher beschriebenen Formen 8 gleichartige und 2 modificirte Segmente zu finden waren, ergiebt die Untersuchung bei *Butalis cuspidella* ein anderes Resultat. Längsschnitte durch das Abdomen, verglichen mit entsprechenden Macerationspräparaten, lassen mit Rücksicht darauf Folgendes erkennen. Man zählt hier nur 7 gleichartige Segmente, deren 1. nur noch in seinem Tergit vorhanden ist. Das folgende 8., welches weiter unten beschrieben ist, macht sich durch die Lateralklappen leicht kenntlich, und dorsalwärts liegt das Analsegment, von einem in zwei kleine Zipfel verlängerten Supraanalstück und einem in einen starken Chitinhaken endigenden Subanalstück gebildet; beide articuliren auf die bekannte Weise. Unter dem letztern Stück ragt der Penis hervor, dessen Chitinröhre dorsal in eine lange, feine Spitze ausgezogen ist. Statt der bisher beobachteten 10 Abdominalsegmente sind also hier deren nur 9 vorhanden.

Mit dieser Rückbildung eines Segments stehen auch wohl die folgenden Verhältnisse in Zusammenhang. Als dasjenige Organ im Ab-

1) Die hier untersuchten Butaliden verdanke ich der Freundlichkeit des leider inzwischen verstorbenen Herrn Geh. Medicinalraths Dr. HOFMANN in Regensburg.

domen, dessen Lage am meisten constant erscheint, muss das 4. Abdominalganglion bezeichnet werden. Es wurde immer im 6. Segment oder doch ganz wenig nach dem 7. Segment hin verschoben angetroffen. Bei *Butalis cuspidella* und, wie hier gleich erwähnt sein möge, bei allen untersuchten Butaliden findet sich dieses Ganglion stets im 5. Segment, und in demselben Abschnitt liegt, ganz nahe bei ihm, das kleinere, 3. Abdominalganglion. Da nun die Ausbildung der Abdominalsegmente sonst keine Abweichungen zeigt, so fragt es sich nur, ob unter den mittlern Segmenten eine Verschmelzung stattgefunden hat oder ob hier eine Reduction nicht nur des eigentlichen 1., sondern auch eine solche des 2. Segments anzunehmen ist.

Das Genitalsegment¹⁾ zeigt, wie erwähnt, den bekannten Bau. Als eigenthümlich hervorzuheben ist noch das Vorhandensein einer ventralen Klappe, die nach hinten schmal wird und in zwei kleine Spitzen ausgezogen ist.

Auch der innere Genitalapparat dieses Butaliden zeigt Abweichungen. In den beiden ersten Segmenten liegt ein schwach entwickelter Hohlraum. Der Hoden liegt im 4. Segment, mitunter so, dass er in das vorhergehende etwas hineingeschoben erscheint. Innere Hülle und Septen sind ausserordentlich stark mit Pigmentkörnchen versehen. Die zahlreichen Scheidewände verlaufen im Innern nach einer Medianebene zu. Die interseptalen Kammern sind platt (vgl. Taf. 8, Fig. 22). Noch vor dem Hoden, also im 3. Segment, liegen Theile des zu dem Genitalapparat gehörenden Drüsensystems.

Die beiden Vasa deferentia (Taf. 8, Fig. 25) sind stark entwickelt, mit sehr dicken Wandungen und verhältnissmässig engem, spaltförmigem Lumen. Die dicht gedrängt liegenden Kerne sind sehr schmal und an ihrem Ende keulenförmig. Sie erinnern darin sowie in ihrer Structur an diejenigen von *Crambus pratellus*. Die Kerne sind an der Stelle, wo die Vasa deferentia am Hoden entspringen, kurz und comprimirt. Bald hinter dieser Stelle liegt da, wo bei *a* diese Kerne wie bei Seite gedrängt erscheinen, ein Kranz von runden Kernen rings um das Vas deferens herum.

Die Vasa deferentia setzen sich in bekannter Weise in Schaltstücke (Taf. 8, Fig. 26) fort, deren Bau nichts Besonderes bietet, obwohl sie länger als gewöhnlich sind und sich in ihrem mittlern Theil

1) Eine Darstellung vom Bau des Abdominalendes verschiedener Butaliden (bei *Butalis fallacella* von der hier gegebenen Darstellung etwas abweichend) wurde bereits von Hofmann (30) gegeben.

sehr verengern (Taf. 8, Fig. 13 *J*). Deutlich abgesetzt, schliessen sie sich an den dritten Abschnitt der vom Hoden ausgehenden Geschlechtswege an, der sich bei den bisher behandelten Mikrolepidopteren als ein am Ende mehr oder weniger blasenartig erweiterter Schlauch darstellte, der in die Mitte der paarigen Drüsen mündet. Dieser Theil ist bei *Butalis cuspidella* ausserordentlich entwickelt (Taf. 8, Fig. 13 *Vs*), so stark wie die Vasa deferentia selbst. Er zeigt auch denselben Bau wie diese, eine starke Wandung mit dicht liegenden, keulenförmigen Kernen.

An das Ende dieser blasenförmigen Erweiterungen schliesst sich ein ziemlich enges Rohr (Taf. 8, Fig. 14 *E*), dessen Wandung und Kerne allmählich die Gestalt annehmen, wie sie für die paarigen Drüsen des Geschlechtsapparats als charakteristisch erkannt wurden. Dass man es mit diesen zu thun hat, ergibt auch ihre Verbindung mit den übrigen Stücken. Ihre Länge ist hier eine verhältnissmässig geringe.

Desto entwickelter sind die beiden accessorischen Schläuche (Taf. 8, Fig. 14 *A*, *A'*, *A''*), welche nicht in den Anfang der paarigen Drüsen, sondern etwas vor diesem in letztere münden. Verfolgt man sie auf Schnittserien in ihrem äusserst verwickelten Verlauf, so bemerkt man in ihrem Bau zunächst keinen erheblichen Unterschied von den accessorischen Drüsen der früher beschriebenen Formen. Auch ihr Inhalt zeigt ein ähnliches Bild. Sie verlaufen nach dem hintern Theil des Abdomens zu, enden aber hier nicht blind, sondern sind in ein dünnes Rohr ausgezogen, dessen Wandung von kleinen, fast cubischen Zellen gebildet wird. Das Lumen dieses Rohres, welches nun in die vordern Körpersegmente zurückkehrt, erweitert sich aber allmählich wieder, und die Wandung dieses erweiterten Stückes zeigt plattkernige, in lebhafter Secretion begriffene Zellen, deren Plasma in das Drüsenlumen vordrängt (Taf. 9, Fig. 26). Die einzelnen Windungen der accessorischen Schläuche liegen Wand an Wand dicht neben einander.

Die Verbindung der paarigen Schläuche mit dem unpaaren Drüsenapparat ist bei *Butalis cuspidella* gleichfalls eine abweichende. Nicht die Enden ersterer münden gemeinschaftlich, sondern die Verbindung mit demselben wird durch je ein dünnes Schaltstück (Taf. 8, Fig. 14 *a*) mit schwach cylindrischen Kernen, das aber histologisch wie die paarigen Drüsen aussieht, hergestellt. Der unpaare Drüsenapparat (Taf. 8, Fig. 15) ist sehr stark entwickelt; aber die drei Theile, welche an ihm bisher überall ohne weiteres zu unterscheiden waren, sind es hier nicht, besonders da die sonst so charakteristischen Formen der

Secrete hier andere sind. Das erste unpaare Stück windet sich durch das ganze Abdomen hindurch, wie es Taf. 8, Fig. 15 *P* zeigt. Durch zwei Verengerungen wird es in drei Stücke zerlegt, die aber nicht scharf von einander abgesetzt sind, sondern in einander übergehen. Das erste Stück (Taf. 10, Fig. 8b) hat eine Wandung aus undeutlichen Cylinderzellen, deren innere Grenze nach dem Drüsenlumen zu wegen der Secretionsthätigkeit nicht scharf ist. Das Secret stellt sich als ein faseriges Gerinnsel dar. Die Wandung des zweiten Stückes zeigt (Taf. 10, Fig. 8a) Zellen mit platten Kernen, deren Secret aus kleinen Körnern besteht, welche sich mit Hämatoxylin intensiv färben. Das dritte Stück unterscheidet sich von dem ersten kaum. Die Mündung desselben schliesst sich an das zweite Hauptstück des unpaaren Drüsen-canal an, welches eine enge, S förmig gewundene Röhre darstellt (Taf. 8, Fig. 15 *O*), Seine Wandung ist dick und besteht aus eigenthümlichen Zellen, wie sie der Querschnitt Taf. 10, Fig. 20 zeigt. Die Kerne der letztern sind eiförmig; das Plasma ist nach der Aussenwand des Drüsenrohrs hin nicht durch Zellgrenzen ausgezeichnet, während nach innen deutliche Grenzen von Cylinderzellen zu erkennen sind. Diese Eigentümlichkeit verliert sich nach dem Ende zu, indem die Zellen einfacher erscheinen, und die Drüse mündet dann in den mehrfach gewundenen Ductus ejaculatorius (Taf. 8, Fig. 15 *De*).

Letzterer hat in seinem langen, gewundenen Anfangstheil (Taf. 11, Fig. 10) eine wenig entwickelte Musculatur und kommaförmige Kerne. Das letzte Stück dieses Ganges dagegen ist von einer desto stärkern Muskelschicht umgeben und mündet in die Basis des Penis.

Die Lage des Penis wurde bereits angegeben. Seine Basis liegt im 7. Segment, ist hier etwas ventral gebogen und steht an dieser Stelle mit dem Ductus in Verbindung. Sie ist also von dem Genitalganglion verhältnissmässig weit entfernt. Die innere Organisation des Penis ist der von *Tineola biseliella* ähnlich.

9. *Butalis fallacella* SCHLÄG.

Waren schon bei *Butalis cuspidella* mancherlei Abweichungen im Bau des Genitalapparats zu bemerken, so liessen sich dieselben doch mit den Verhältnissen bei den andern Formen leicht vergleichen. *Butalis fallacella* zeigt dagegen manche noch viel weiter gehende Verschiedenheiten.

Die Segmentirung lässt wie bei *Butalis cuspidella* ebenfalls nicht 10, sondern nur 9 Segmente erkennen. Die ersten 7 Segmente sind gleichartig gebildet, mit der für das 1. geltenden Einschränkung,

dass von ihm nur das Tergit vorhanden ist. Das 8. Segment (Taf. 7, Fig. 15—17) charakterisirt sich durch seine Umbildung als Genitalsegment. Darin liegt das Analsegment. Beide sind weiter unten genauer beschrieben.

Genitalganglion und 3. Abdominalganglion liegen auch hier im 5. Segment ziemlich dicht bei einander und der Hoden im 4. Segment. Es handelt sich also um dieselben Verhältnisse wie bei der eben beschriebenen verwandten Art, und die Ursache dieser Bildung ist also auch hier dieselbe.

Besondere Beachtung verdienen bei *Butalis fallacella* die beiden letzten Segmente. Das 8. Segment (das eigentliche 9.) stellt auch hier einen schmalen Ring dar, welcher dorsalwärts vom vorhergehenden Segment stark abgesetzt ist. Er ist seitlich durch je ein Gelenk (Taf. 7, Fig. 15 *d*) unterbrochen und trägt Lateralklappen (*L*), welche bauchig und ausgehöhlt sind. Ihre Enden sind klein, ohrartig und nach aussen um ihre Axe gedreht. Den Namen Lateralklappen verdienen sie aber hier eigentlich nicht; denn sie sind so weit dorsalwärts gerückt, dass sie sich in der Mittellinie berühren und hier wie durch eine Naht verbunden sind (Taf. 7, Fig. 16). Für die beiden sonst hier liegenden Analstücke ist also kein Raum vorhanden, und diese Theile sind daher ganz in die Mitte des Genitalsegments gerückt. Ventral trägt der Ring desselben wieder eine Klappe, die durch zwei kreuzartig gestellte Chitinleisten verstärkt wird, welche jederseits einen Fortsatz tragen. Dieser endigt mit einem stärker chitinisirten, zugespitzten Kolben (Taf. 7, Fig. 15 *p*), der mit kurzen Dornen besetzt ist.

In der Mitte des Genitalsegments liegen, wie soeben bemerkt, Genitalöffnung und Analöffnung. Die beiden Deckstücke der letztern sind hier nicht ohne weiteres wieder zu erkennen. Das Dorsalstück ist ein viereckiges Plättchen (Taf. 7, Fig. 17 *Sp*), dessen Ende in drei abgerundete Zipfel ausläuft, einen medialen und zwei laterale. Der mediale ist stärker chitinisirt; die beiden lateralen tragen kurze Borsten. Das Ventralstück ist in einen stark chitinisirten, scharf nach abwärts gebogenen Haken (*Sp*) verlängert, dessen umgebogene Spitze bedornt ist. Seine Basis geht in zwei Chitinleisten nach der Dorsal-seite zurück, welche mit dem Dorsalstück in Verbindung treten.

Der Hoden (Taf. 8, Fig. 22) liegt im 4. Segment und reicht bisweilen noch etwas in das vorhergehende hinein. Er zeichnet sich durch seine Grösse aus. Unter seiner äussern Hülle liegt eine innere, welche zahlreiche Septen bildet, die sich in der Medianebene des

Hodens treffen. Innere Hülle und Scheidewände fallen durch starke Pigmentanhäufung auf.

Vasa deferentia, Schaltstücke und blasenförmige Erweiterungen haben dieselbe Eigenthümlichkeit wie bei *Butalis cuspidella*. Die Zone der runden Kerne an der Insertion der Vasa deferentia fehlt aber hier. Die Kerne der letztern (Taf. 8, Fig. 24) sind keulenförmig und liegen dicht gedrängt. Das Lumen des Ganges ist spaltförmig. Die blasenförmigen Erweiterungen (Taf. 8, Fig. 16 *Vs*) bilden vor ihrer Mündung in die Drüsenschläuche einen kurzen Fortsatz (*pr*), der blind endigt. Sie sowohl als diese Fortsätze sind ebenso gebaut wie die Vasa deferentia.

Die nun folgenden Theile des Genitalapparats zeichnen sich einerseits dadurch aus, dass sie bis kurz vor ihrem Uebergang in den Ductus ejaculatorius paarig bleiben. Andererseits aber sind die einzelnen Abschnitte wohl nur mit Hülfe entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen auf das aus dem Vorhergehenden sich ergebende Schema zu beziehen, da sie, wenigstens zum grössten Theil, mit den Abschnitten desselben histologisch sowohl als ihrem Inhalt nach nicht in Uebereinstimmung zu bringen sind.

Anstatt dass sich nämlich der Inhalt der blasenartigen Erweiterungen in je einen der unter dem Namen der paarigen Drüsen beschriebenen Schläuche ergiesst, geht er in je einen Schlauch (Taf. 8, Fig. 16 *U*), dessen Kerne mehr oder weniger cylindrisch sind. Kurz vor seinem abgeschnürten Ende sendet jeder Schlauch (Taf. 8, Fig. 16 *b*) einen feinen Canal ab, von dem weiter unten die Rede ist.

An das Ende eines jeden dieser Schläuche setzt sich nun ein mehrfach gewundenes Stück an (Taf. 8, Fig. 17 *E*), an dessen histologischem Bau (Taf. 10, Fig. 23) man es sofort als eine der paarigen Drüsen erkennt. An ihr Ende schliesst sich jederseits ein Canal (Taf. 8, Fig. 17 *V*), dessen Wandungen von platten Zellen (Taf. 10, Fig. 21) mit platten Kernen gebildet werden, und diese Canäle wiederum stehen mit Drüsen (Taf. 8, Fig. 17 *W*) in Verbindung, deren Querschnitt in Taf. 10, Fig. 25 dargestellt ist. Die Zellen sind gross, platt, cubisch und in starker Secretion begriffen. Das Plasma dringt an den Enden der Schläuche von Strecke zu Strecke in das Lumen der Drüse vor, so dass dieselbe wie gekammert aussieht (Taf. 10, Fig. 25).

Wollte man mit Rücksicht auf den histologischen Bau versuchen, diesen Drüsenapparat mit dem von *Butalis cuspidella* zu vergleichen, so steht fest, dass die Schläuche *E* die paarigen Drüsen sind. Die

Schläuche *W* könnten den Drüsen *A* bei *B. cuspidella* entsprechen. Der morphologische Werth der Drüse *U* lässt sich ohne weiteres nicht ermitteln.

Kehren wir nun zu dem Canalstück zurück, welches von jedem der beiden Drüsenröhren *U* ausgeht. Es ist sehr eng, und seine Wandung besteht aus feinen cylindrischen Zellen. Verfolgt man beide Canäle eine Strecke weit, so sieht man bald, dass sie zusammen laufen und von einer gemeinschaftlichen Hülle umgeben werden (Taf. 10, Fig. 26). Aus beiden Röhren geht schliesslich ein einziger Canal von demselben Bau hervor, der in vielen Windungen (Taf. 8, Fig. 18 *M*) in den Ductus ejaculatorius mündet.

Der Verlauf des letztern lässt drei Theile unterscheiden, von denen nur der letzte mit der gewöhnlichen, stark entwickelten Ringmusculatur versehen ist. Der erste Theil ist sehr weit, der zweite sehr eng.

Eine genauere Beschreibung des Penis kann nicht gegeben werden, da es an Untersuchungsmaterial mangelte.

Zusammenfassung.

Bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit der Mikrolepidopteren ist es etwas gewagt, nach der Untersuchung dieser wenigen Formen einen Schluss auf ein allgemeines Schema des männlichen Genitalapparats zu machen. Indessen haben sich doch viele gemeinsame Resultate neben einer Anzahl von Fragen ergeben, die in Folgendem kurz zusammengefasst werden sollen:

Von neuern Autoren stellte JACKSON (31, 32) durch Untersuchung von Raupen und Puppen 10 Segmente für das Abdomen der Lepidopteren fest, von denen die beiden letzten bei der Imago undeutlich werden. Die männliche Genitalöffnung liegt nach ihm im 9. Segment. VERNON u. BISSON (38) fanden den Penis zum 9. Segment gehörig. Nach PEYTOUREAU's Untersuchungen (37) kommen dem Abdomen 8 normale Segmente zu, von denen das Sternit des 1. nicht mehr vorhanden ist, und 2 folgende, welche für die Zwecke der Geschlechtsfunction umgebildet sind. Die beiden Analstücke hält er mit CHOLODKOVSKY für Halbringe eines 10. Segments, welches nach beiden Autoren niemals Anhänge trägt.

Aus den vorhergehenden Untersuchungen folgt, dass das Abdomen der beschriebenen Mikrolepidopteren aus zunächst 8 Segmenten besteht, deren 1. ventral zurückgebildet ist, und dass das 9. Segment als Genital-

segment sowie das 10. Segment eigenartige Umbildungen erfahren haben. Die ventrale Rückbildung des 1. Segments steht in Uebereinstimmung mit dem seiner Zeit von HEYMONS (36) an Orthopteren beschriebenen Gesetz, dass eine Reduction der Segmente bei Insecten gewöhnlich in der Weise vor sich geht, dass die äussersten Körpersegmente (1. oder letztes) davon zuerst betroffen werden, und dass dann die Rückbildung immer zuerst das Sternit betrifft. Wie bei den Butaliden zu sehen war, welche nur 9 Abdominalsegmente aufweisen, scheint auch eine Verschmelzung von mittlern Segmenten vorzukommen (vgl. S. 157). Letzteres lässt sich indess nur durch die Entwicklungsgeschichte endgültig feststellen.

Ueber den Werth der ersten 9 Segmente des männlichen Abdomens kann wohl kein Zweifel herrschen. Anders steht es mit dem 10., dem Analsegment. Die Analöffnung, oft am Ende einer hervorragenden Chitinröhre liegend, ist überall von zwei durch Condylis mit einander articulirenden Stücken eingeschlossen, einem dorsalen Supraanalstück und einem ventralen Subanalstück (Scaphium und Uncus von PEYTOUREAU, superior process und boat-shaped-lobe von M'LACHLAN [19]). Nach JANET sind Segmentgrenzen durch die Ansatzstellen der longitudinalen Muskeln zu bestimmen, und mit Rücksicht darauf macht das Supraanalstück ganz den Eindruck eines Segmenttergits. Es ist auch durch eine deutliche Naht von dem vorhergehenden 9. Tergit getrennt. Das Subanalstück dagegen articulirt zwar immer deutlich mit dem Supraanalstück, ist dagegen an der Basis von dem Genitalsegment nicht durch eine solche Naht abgegrenzt. Ob wir es also bei beiden Stücken mit Sternit und Tergit des 10. Segments zu thun haben oder ob beide Theile einen andern morphologischen Werth haben, kann auch hier nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden.

Zu bemerken ist noch, dass das Scaphium dazu neigt, ein mediales und zwei laterale Stücke zu bilden (*Asopia*, *But. fallacella*), die aber nie von einander getrennt sind. Die Stärke der Entwicklung des Uncus ist ziemlich schwankend. Bei *Tortrix viridana* ist er kaum sichtbar. In den meisten Fällen aber ist dieses Stück gross und in einen stark chitinisirten Haken verlängert. Die Chitinleisten des Scaphiums sind mehr oder weniger stark mit Borsten besetzt, die des Uncus dagegen kahl.

Das Genitalsegment tritt bei den untersuchten Arten als ein Ring auf, der durch laterale Gelenke in ein Dorsalstück und ein Ventralstück getheilt wird. Hierdurch stehen die niedern Lepidopteren (Mikro-

lepidopteren) in einem Gegensatz zu höhern Schmetterlingen, bei denen eine solche Unterbrechung nicht vorzukommen scheint. Das Ventralstück dieses Segments bildet mit dem vorhergehenden Segment eine mehr oder weniger stark entwickelte, löffelförmige Einstülpung, die mit dem bei höhern Formen als Saccus (BAKER) beschriebenen Gebilde identisch ist. Ventralwärts bildet das Genitalsegment oft eine Klappe, die besonders bei Tineinen vorzukommen scheint. Der Ring des Genitalsegments trägt zwei mit Borsten besetzte Lateralklappen, die durch starke Muskelzüge ausserordentlich beweglich sind. Meist sind diese Klappen sehr gross und werden durch eine Chitinleiste verstärkt, deren basaler Condylus an der Articulationsstelle des Genitalsegments eingelenkt ist. Diese Lateralklappen sind es wohl vorzugsweise, welche bei dem Copulationsact zur Fixirung des weiblichen Abdomens dienen. Ob wir es hier mit Anhängen zu thun haben, die den Styli anderer Insecten entsprechen, oder ob die Klappen blosse Epidermisausstülpungen sind, lässt sich durch die rein anatomische Untersuchung nicht feststellen.

Die ersten 2—3 Segmente des Abdomens nimmt gewöhnlich ein Hohlraum ein, der aber mitunter stark reducirt ist. Das Bindegewebe des ihn einschliessenden Fettkörpers liefert seine Auskleidung.

Der Hoden der Mikrolepidopteren liegt meist im 4. Abdominalsegment oder in einem der beiden benachbarten (3. oder 5.), mehr oder weniger unter dem Rücken. In seinem typischen Verhalten scheint er unpaar zu sein. Nur von sehr wenigen Formen (auch unter Makrolepidopteren) ist ein paariger Hoden bekannt (24). Seine ursprüngliche paarige Anlage lässt sich noch daran erkennen, dass die Septen desselben nach einer gemeinsamen Medianebene verlaufen, die mitunter auch aussen durch eine dorsale Furche angedeutet ist. Unter der Peritonealhülle des Hodens, von ältern Autoren Scrotum genannt, deren Fortsetzung alle sich an ihn schliessenden Theile der ausführenden Genitalwege bis zur Mündung in den Penis überzieht, liegt die eigentliche Hülle des Organs. Sie zeigt denselben Bau wie das Peritoneum und sendet in das Innere des Hodens eine Anzahl Septa, durch welche eine Kammerung desselben hervorgerufen wird. An den untersuchten Formen waren mehr oder weniger deutlich 8 solcher Kammern zu unterscheiden, mit Ausnahme der Butaliden, wo diese Zahl überschritten wird. Die Kammern werden gewöhnlich als Follikel bezeichnet. Eine innere Auskleidung derselben, wie sie SPICHARDT (28) an *Liparis dispar* als ein sehr feines, an jüngern Thieren von ihm gar nicht wahrgenommenes Häutchen als Tunica propria beschreibt,

ist jedoch nirgend zu erkennen, so dass eine Isolirung der einzelnen Follikel nicht möglich ist.

Die Spermatozoen liegen in typischer Weise im Innern der Kammern in Bündeln dicht beisammen, die auch als Spermatophoren bezeichnet werden. Indessen verdienen sie diesen Namen natürlich nicht, da eine die Bündel umhüllende Kapsel fehlt.

Die Hülle des Hodens und die von ihr gebildeten Septa sind häufig der Sitz eines feinkörnigen Pigments. Von aussen treten an den Hoden Tracheen heran und verzweigen sich in den Wandungen fein und spärlich. An *Tinea pellionella* hat CHOŁODKOVSKY (25) festgestellt, dass die einzelnen Follikel durch ein lockeres Tracheennetz zusammengehalten werden, wobei die äussere Peritonealhülle des Hodens fehlt. Eine unter der letztern liegende Muscularis, die SPICHARDT (28) an *Liparis dispar* beschreibt, ist an den untersuchten Arten nicht vorhanden.

An den Hoden schliessen sich die ausführenden Theile des Genitalapparats, die mehr (*Butalis fallacella*) oder weniger noch ihre ursprüngliche Paarigkeit erkennen lassen. Das kurze Vas deferens setzt sich jederseits mit breiter Basis, von den Autoren Calyx genannt, an den Hoden, und seine Kerne sind hier mehr rundlich. Im Uebrigen sind sie birnförmig, mitunter sehr lang (*Crambus*, *Butalis*) und dicht gedrängt. Sie zeigen eine körnige Structur. Das Plasma dagegen ist fast homogen und zeigt keine deutlichen Zellgrenzen. Das Lumen der Vasa deferentia ist auf Querschnitten sternförmig, die Wandung derselben dick.

Der sich an jedes Vas deferens anschliessende, unter der Bezeichnung Schaltstück beschriebene Canal setzt sich von ersterm deutlich ab, ohne von dessen histologischem Bau wesentlich abzuweichen. Das Lumen desselben ist im Gegensatz zu den Vasa deferentia auf dem Querschnitt rund.

An jedes Schaltstück setzt sich ein dritter Theil an, dessen Zellkerne zuerst cylindrisch sind. Im Verlauf nach dem hintern Körperende zu wird die Wandung dieses Stückes sehr dünn, die Kerne platt, das Lumen oft ausserordentlich eng. Dieser enge Canal biegt in den hintern Segmenten wieder nach vorn um und erweitert sich an seinem Ende, um dann in je eine der paarigen Drüsen zu münden. Die Erweiterung wurde in den vorangehenden Beschreibungen als blasenförmige Erweiterung bezeichnet. Ihr Bau zeigt häufig mehr Aehnlichkeit mit dem der paarigen Drüsen als mit dem Vas deferens. Uebereinstimmung mit dem letztern dagegen zeigt sich deutlich bei den

Butaliden. In so fern als diese Theile sich als Erweiterungen der Vasa deferentia herausstellen würden, könnten sie nach ESCHERICH (35) als *Vesiculae seminales* bezeichnet werden.

Die Mündung dieser *Vesiculae seminales* liegt jederseits in der Mitte des Verlaufs der beiden paarigen Drüsen, die meist sehr gewunden sind und sich durch ihre dicke Wandung auszeichnen. Ihre Anfangs schwach cylindrischen Kerne werden nach dem Ende jedes Rohres zu mehr und mehr cubisch und entsprechend der stärker werdenden Wandung grösser. Nach ihrem Inhalt zu schliessen, sind diese Schläuche die eigentlichen Behälter, welche zur Ansammlung der Spermatozoenbündel dienen. Vielleicht sind diese Theile den Ectadenien ESCHERICH's (35) zu vergleichen.

Der Anfangstheil dieser paarigen Drüsen steht mit je einem accessorischen Drüsenschlauch in Verbindung, dessen Zellen fast überall in lebhafter Secretionsthätigkeit anzutreffen sind.

Beide paarigen Drüsen münden gemeinschaftlich in den nun sich anschliessenden unpaaren Drüsenapparat, an dem sich histologisch sowohl als physiologisch (das Secret betreffend) drei Theile unterscheiden lassen, die nur bei den beschriebenen Butaliden noch nicht mit Sicherheit zu erkennen waren. Das erste Stück zeigt cylindrische bis schwach cubische Kerne. Das zweite Stück kennzeichnet sich durch seine schmalen, oft langkernigen Cylinderzellen und durch das sehr charakteristische Secret, das sich in dem conservirten Material wie Brocken von geronnenem Eiweiss darstellt. Das dritte Stück des unpaaren Drüsenapparats ist in seiner äussern Erscheinung weniger beständig. Meist ist es sehr stark entwickelt und zeigt mitunter eine Differenzirung in zwei Arten von Zellen (vgl. Taf. 10, Fig. 18 u. 19). Diese Verhältnisse des Drüsenapparats von der Einmündung der *Vesiculae seminales* an wurden bisher (auch an Makrolepidopteren) noch nicht beschrieben.

Die einzelnen Schläuche sind durch Einschnürungen, an denen eine Verwerfung der Kerne zu bemerken ist, deutlich von einander abgesetzt. Oft sind an diesen Stellen besondere Schaltstücke eingefügt. Muskelfasern konnten hier, sowie im ganzen Verlauf des Drüsenapparats nirgends beobachtet werden.

An das Ende dieses Drüsensystems schliesst sich der gewundene *Ductus ejaculatorius* an. Seine Grundlage bildet ein Epithel, welches eine Fortsetzung der Körperhypodermis ist und Längsfalten bildet, so dass das Lumen des Ganges sternförmig erscheint. Hier hat die Hypodermis eine meist ziemlich stark entwickelte Chitinlage

entwickelt. Eine solche hat SPICHARDT (28) an *Liparis dispar* nicht gefunden. Die äussere Hülle des Ductus ejaculatorius wird ausser dem Peritoneum von einer Ringmuskelschicht gebildet, die meist sehr dick ist. Nach ihrer Stärke und der Weite des Ganges kann man an letzterm oft zwei bis drei Theile unterscheiden, die aber nie scharf getrennt sind, sondern in einander übergehen. Der letzte dieser Theile ist immer durch starke Muskelschichten ausgezeichnet. Der erste, sich an den letzten unpaaren Drüsenabschnitt anschliessende Theil zeigt dann oft (*Butalis*) eine sehr schwach entwickelte Muscularis.

Der Ductus ejaculatorius geht in die im Innern des Penis liegenden Gebilde über. Seine Mündung liegt entweder dorsal oder basal an diesem Organ. In erstem Fall ist der Grund der Peniströhre geschlossen. Das Chitin der letztern ist an der Einmündungsstelle des Ductus ejaculatorius mit dessen Chitinauskleidung fest verbunden.

Der Penis selber liegt in einer mehr oder weniger tiefen Einstülpung des 9. Segments, die als Praeputium nach hinten und aussen meist kegelförmig hervorragt und oft einen dorsalen Deckel (*Lamina praeputialis*) über der Penismündung bildet (*Hydro-campa*, *Aglossa*, *Asopia*), der unter dem Subanalstück liegt. Die Basis der Einstülpung, also auch die des Penis, liegt im 6. Segment, seltener nach dem 7. hin gerückt. In ihrer Nähe liegt das 4. Abdominalganglion, welches sich durch seine Grösse vor den andern dreien auszeichnet und wahrscheinlich mit der Innervirung des Genitalapparats in Beziehung steht. Wie bereits bei Erörterung der Segmentfrage an den Butaliden hervorgehoben wurde, findet es sich mit grosser Beständigkeit im 6. Segment oder nur wenig von diesem entfernt.

Der Penis ist ein ziemlich starkwandiger Chitincyliner, welcher am Grunde mit der Einstülpung des Genitalsegments mehr oder weniger weit verwachsen ist, mitunter weit aus derselben hervorragt (*Tortrix*, *Crambus*, *Butalis*)¹⁾. Das freie Ende desselben ist oft mit Stacheln versehen, die wahrscheinlich bei der Copulation als Haftapparate dienen (*Aglossa*). Aehnliche Sculpturen zeigt auch häufig die Chitindecke des Genitalsegments in dieser Region. Der Peniscylinder ist am Ende in sich selber zurückgestülpt, und wenn man diese Einstülpung verfolgt, so stellt sich heraus, dass sie die Fortsetzung der Wandung des Ductus ejaculatorius ist.

1) An manchen Schnitten durch den Penis lässt sich ziemlich deutlich erkennen, dass seine Chitinhülle aus zwei Lamellen besteht, von denen die äussere dann der Segmenteinstülpung zugehört, die innere der eigentlichen Hülle des Penis entspricht.

In diese Einstülpung ragt bei allen Formen ein mehr oder weniger entwickelter Bulbus, auf welchem sich ein Chitingebilde befindet, unter dem die hypodermalen Kerne stärker entwickelt sind. Dasselbe zeigt bei den verschiedenen Species die verschiedensten Formen: die einer Säge, eines stumpfen Zahnes, eines Stachels u. s. w., und kann ebenso wie das Abdominalende für die Bestimmung der Arten verwendet werden. Dieser Cuneus wird bei der Copulation wahrscheinlich als Reizorgan durch eine Art Erektion [wie auch LEYDIG (15) bei Arthropoden vermuthet] hervorgestülpt. Die an seiner Basis und deren ganzer Umgebung inserirenden Muskeln dienen dann zur Retraction des Cuneus und der umgestülpten Innenwände des Penisrohres. Die beiden lateralen Muskelzüge an dem letztern scheinen den Zweck zu haben, ein Zurückweichen des Penis nach vorn bei der Copulation zu verhindern oder denselben sogar zu protrahiren.

Bei manchen Arten (*Tinea granella*, *Tortrix viridana*) bildet die Penisröhre selber durch Einfaltung einen ventralen oder dorsalen Deckel über ihrer Mündung, den man zum Unterschied von der eben erwähnten Lamina als Valvula genitalis bezeichnen kann. Mitunter ist die Penisröhre dorsal in einen Stachel verlängert.

Entwicklungsgeschichtlich zu entscheiden ist schliesslich auch nur die Frage nach der Herkunft der einzelnen Theile des Genitalapparats. Wenn wir die Chitinauskleidung der Canäle als Kennzeichen für eine ektodermale Abstammung ansehen, so würden Penis und Ductus ejaculatorius dem Ektoderm angehören. Wie ESCHERICH (35) hervorhebt, schliesst aber Mangel der innern Chitincuticula in andern Theilen deren ektodermale Herkunft nicht aus, da statt des Chitins Secretion anderer Stoffe stattfinden kann. Es fragt sich daher, ob nicht etwa der ganze Drüsenapparat von den Vesiculae seminales an ektodermal ist (NUSBAUM, 26), und eine Bestätigung dieser Verhältnisse stände dann mit der von BRÜEL (40) aufgestellten Behauptung in Einklang, dass bei höhern Insecten ein Ueberwiegen des ektodermalen Anthells am Genitalapparat statthabe.

Zum Schluss sage ich Herrn Geheimrath Prof. F. E. SCHULZE, Herrn Prof. KARSCH und Herrn Dr. HEYMONS meinen Dank für die Anregung und Unterstützung, die sie mir bei dieser Arbeit zu Theil werden liessen.

Berlin, im November 1899.

Literaturverzeichniss.

1. MALPIGHI, Dissertatio de bombyce, London 1669.
2. SWAMMERDAMM, Biblia naturae, deutsch, Leipzig 1752.
3. RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, V. 2, Paris 1736.
4. DEGEER, Abhandlungen zur Geschichte der Insecten, übers. v. GOEZE, 1. Theil, Leipzig 1776.
5. HEROLD, Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, Cassel und Marburg 1815.
6. SUCKOW, Ueber die Geschlechtsorgane der Insecten, in: HEUSINGER's Zeitschr. organ. Physik, V. 2, Eisenach 1828.
7. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, V. 1, Berlin 1832.
8. FREY u. LEUCKART, Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere, Leipzig 1847.
9. SIEBOLD u. STANNIUS, Lehrbuch der vergleich. Anatomie, V. 1, Berlin 1848.
10. SIEBOLD, Ueber die Fortpflanzung der Psyche, in: Z. wiss. Zool., V. 1, Leipzig 1849.
11. MEYER, Ueber die Entwicklung der innern Geschlechtstheile bei den Lepidopteren, in: Mittheil. naturf. Ges. Zürich, Zürich 1848.
12. —, Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtstheile der Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 1, Leipzig 1849.
13. LACAZE-DUTHIERS, Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes lépidoptères, in: Ann. Sc. nat., (ser. 3) Zool., V. 19, Paris 1853.
14. CARUS, Icones zootomicae, Leipzig 1857.
15. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M. 1857.
16. CLAUS, Ueber das Männchen von *Psyche helix*, in: Z. wiss. Zool., V. 17, Leipzig 1867.
17. BESSELS, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren, *ibid.* V. 17, Leipzig 1867.

18. LEYDIG, Der Eierstock und die Samentasche der Insecten, in: Verh. Leop.-Carol. Acad., V. 33, Dresden 1867.
19. M'LACHLAN, On the external sexual apparatus of the males of the genus *Acentropus*, in: Trans. entomol. Soc. London, London 1872.
20. BUCHANAN WHITE, On the male genital armature in the European *Rhopalocera*, in: Trans. Linn. Soc. London, (ser. 2) Zool., V. 1, London 1877.
21. HATSCHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 11, Jena 1877.
22. BRANDT, Das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig 1878.
23. —, Ueber die Anatomie von *Hepialus humuli*, in: Verh. zool. Sect. d. 6. Versamml. russ. Naturf. u. Aerzte; Referat in: Zool. Anz., 1880.
24. CHOLODKOVSKY, Ueber die Hoden der Schmetterlinge, in: Zool. Anz., 1880.
25. —, Zur Anatomie der *Tinea pellionella*, *ibid.* 1882.
26. NUSBAUM, Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten, *ibid.* 1882.
27. CHOLODKOVSKY¹⁾, Der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren, Beilage zu No. 52 d. Nachr. Akad. Petersburg, No. 4, 1886.
28. SPICHARDT, Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren, in: Verh. naturhist. Ver. Rheinlande, Bonn 1886.
29. KORSCHOLT, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insectenovariums, in: Z. wiss. Zool., V. 43, Leipzig 1886.
30. HOFMANN, Beiträge zur Kenntniss der Butaliden, in: Stettin. entomol. Zeitschr., V. 49, Stettin 1888.
31. JACKSON, Studies in the morphology of the Lepidoptera, in: Zool. Anz. 1889.
32. —, Note on the sexual apertures of the lepidopteran *Chrysalis*, *ibid.* 1890.
33. GRABER, Studien am Keimstreif der Insecten, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Wien 1890.
34. ESCHERICH, Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insecten, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Wien 1893.
35. —, Anatomische Studien über das männliches Genitalsystem der Coleopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 57, Leipzig 1894.
36. HEYMONS, Die Segmentirung des Insectenkörpers, in: Anh. zu Abh. Akad. Wiss. Berlin, Berlin 1895.
37. PEYTOUREAU, Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes, Paris 1895.

1) Ist nur russisch erschienen und war mir daher nicht zugänglich.

38. Verson u. Bisson, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen (und weiblichen) Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*, in: Z. wiss. Zool., V. 61, Leipzig 1896.
 39. Brüel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtswege sammt Annexen von *Calliphora erythrocephala*, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., Jena 1897.
 40. Karsch, Gibt es ein System der recenten Lepidopteren? in: Entomol. Nachr., Jg. 24, Berlin 1898.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7—11.

Tafel 7.

Abdominales männliches Körperende und dessen Chitinleisten (nach Macerationspräparaten mit Kalilauge) von

- | | |
|---|---|
| <p>Fig. 1. <i>Aglossa pinguinalis</i>.
 Fig. 2. <i>Aglossa pinguinalis</i> (Chitinleisten.)
 Fig. 3. <i>Hydrocampa nymphaeata</i>.
 Fig. 4. <i>Hydrocampa nymphaeata</i> (Chitinleisten.)
 Fig. 6. <i>Asopia farinalis</i> (Chitinleisten.)
 Fig. 7. <i>Crambus pratellus</i>.
 Fig. 9. <i>Crambus pratellus</i> Dorsalstück des 9. Segments mit Supraanalstück (<i>Sp</i>) und Subanalstück (<i>Sb</i>).</p> | <p>Fig. 10. <i>Tortrix viridana</i>.
 Fig. 11. <i>Tineola biseliella</i>.
 Fig. 14. <i>Tinea granella</i>. Lateralklappen stark aus einander gezogen.
 Fig. 15. <i>Butalis fallacella</i>. (Seitlich).
 Fig. 16. <i>Butalis fallacella</i>. (Dorsal).
 Fig. 17. <i>Butalis fallacella</i>. Supraanalstück (<i>Sp</i>) und Subanalstück (<i>Sb</i>).</p> |
|---|---|

Allgemein gültige Bezeichnungen.

- | | |
|---|--|
| <p><i>De</i> Ductus ejaculatorius
 <i>L</i> Lateralklappen
 <i>O</i> articulirende Leiste der Lateralklappe
 <i>P</i> Penisende
 <i>Pg</i> Penisgrund
 <i>R</i> Ventralstück des 9. Segments
 <i>R'</i> Dorsalstück des 9. Segments
 <i>Sa</i> Saccus
 <i>Sb</i> Subanalstück (Uncus)</p> | <p><i>Sp</i> Supraanalstück (Scaphium)
 <i>a</i> Chitinleiste des Supraanalstücks
 <i>b</i> Condylus des Supraanalstücks
 <i>c</i> Condylus des Subanalstücks.
 <i>d</i> gelenkige Unterbrechung des Basalrings vom 9. Segment
 <i>e</i> Haken des Subanalstücks
 <i>h, i, k</i> Chitinleisten der Ventralklappe (vergl. Fig. 14).</p> |
|---|--|

- Fig. 5. Innenrand einer Lateralklappe von *Hydrocampa nymphaeata*.
 Fig. 8. Innenrand einer Lateralklappe von *Crambus pratellus*.

Fig. 12. Querschnitt durch den untern Theil der Chitinröhre (Saccus?) (vergl. Fig. 11 f) von *Tineola biseliella*. *d* Muskelquerschnitte, *a* Hohlraum, *b* gelbe Chitinschicht, *c* radiär gestreifte, farblose Chitinschicht, *p* Hypodermis.

Fig. 13. Querschnitt durch den obersten Theil dieser Röhre.

Fig. 18, 19. Spermatogenetische Zellenhaufen aus dem Hoden von *Tineola biseliella*.

Fig. 20. Spermatogenetische Zellenhaufen aus dem Hoden von *Butalis fallacella*.

Fig. 21. Insertion des Vas deferens von *Crambus pratellus* am Hoden.

Tafel 8.

Schematische Darstellung des innern männlichen Genitalapparats von

- | | |
|--|---|
| Fig. 1—3. <i>Aglossa pinguinalis</i> . | Fig. 7—9. <i>Tinea granella</i> . |
| Fig. 4—6. <i>Hydrocampa nymphaeata</i> . | Fig. 10—12. <i>Tortrix viridana</i> . |
| | Fig. 13—15. <i>Butalis cuspidella</i> . |
| | Fig. 16—18. <i>Butalis fallacella</i> . |

Allgemein gültige Bezeichnungen.

- | | |
|--|--------------------------------------|
| <i>A</i> accessorischer Drüsenschlauch | <i>Ho</i> Hoden |
| <i>C</i> erster unpaarer Drüsenschlauch | <i>J</i> Schaltstück am Vas deferens |
| <i>D</i> zweiter unpaarer Drüsenschlauch | <i>Vd</i> Vas deferens |
| <i>De</i> Ductus ejaculatorius | <i>Vs</i> Vesicula seminalis |
| <i>E</i> paariger Drüsenschlauch | <i>a</i> Schaltstück. |
| <i>G</i> dritter unpaarer Drüsenschlauch | |

Die einzelnen Theile des Genitalapparats d. Butaliden (Fig. 13—18) s. i. Text.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Hoden von *Aglossa pinguinalis*, *a* Peritonealhülle (Externa), *b* Tunica propria (Interna), *c* Septa.

Fig. 20. Querschnitt durch den Hoden von *Tortrix viridana*. Mit Pigmentkörnern.

Fig. 21. Längsschnitt durch den peripheren Theil des Hodens von *Tortrix viridana*.

Fig. 22. Längsschnitt durch den Hoden von *Butalis fallacella*. Mit Pigmentkörnern.

Fig. 23. Querschnitt durch das Vas deferens von *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 24. Querschnitt durch das Vas deferens von *Butalis fallacella*.

Fig. 25. Querschnitt durch das Vas deferens von *Butalis cuspidella*.

Fig. 26. Querschnitt durch das Schaltstück am Vas deferens von *Butalis cuspidella*.

Tafel 9.

- Fig. 1. Längsschnitt durch den Penis von *Tinea granella*.
 Fig. 2. Querschnitt aus der Mitte des Penis von *Tinea granella*.
 Fig. 3. Schema der Faltenbildung im Penis von *Tinea granella* (vergl. Fig. 1 *b* u. *d*).
 Fig. 4. Lappen von der Penismündung von *Tinea granella*. Ueber die einzelnen Bezeichnungen vergl. die Erklärung zu Taf. 11.
 Fig. 5. Längsschnitt durch den Penisgrund von *Tineola biseliella*.
De Ductus ejaculatorius, *M* Muskelwulst dieses Ganges im Querschnitt.
 Fig. 6. Schema des Verlaufs des Ductus ejaculatorius von *Tineola biseliella*. *G* dritte unpaare Drüse, *De* Ductus ejaculatorius, *M* Muskelwulst desselben, *P* Penis.
 Fig. 7. Querschnitt durch das Schaltstück am Vas deferens von *Aglossa pinguinalis*.
 Fig. 8. Querschnitt durch das Schaltstück am Vas deferens von *Hydrocampa nymphaeata*.
 Fig. 9. Querschnitt durch die Wand des Vas deferens von *Crambus pratellus*.
 Fig. 10. Querschnitt durch die Wand der Vesicula seminalis von *Aglossa pinguinalis*.
 Fig. 11. Querschnitt durch die Wand der Vesicula seminalis von *Hydrocampa nymphaeata*.
 Fig. 12. Querschnitt durch den sich an die Vesicula seminalis anschliessenden engen Canal von *Hydrocampa nymphaeata*.
 Fig. 13. Querschnitt durch die Wand einer paarigen Drüse von *Aglossa pinguinalis*.
 Fig. 14. Querschnitt durch eine paarige Drüse von *Hydrocampa nymphaeata* (bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 5).
 Fig. 15. Querschnitt durch eine paarige Drüse von *Tinea granella* (bei *y* im Schema Taf. 8, Fig. 7).
 Fig. 16. Querschnitt durch eine paarige Drüse von *Tinea granella* (bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 7).
 Fig. 17. Querschnitt durch eine paarige Drüse von *Hydrocampa nymphaeata* (bei *y* im Schema Taf. 8, Fig. 5).
 Fig. 18. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Aglossa pinguinalis*.
 Fig. 19. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Hydrocampa nymphaeata*.
 Fig. 20. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Tortrix viridana*, in der Nähe ihres blinden Endes.
 Fig. 21. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Tineola biseliella*. *b*, *c* einzelne Zellen.
 Fig. 22. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Tinea granella*.
 Fig. 23. Querschnitt durch eine accessorische Drüse von *Tortrix viridana*, in der Nähe ihrer Mündung in die paarigen Drüsen.

Fig. 24. Flächenschnitt durch eine accessorische Drüse von *Tineola biseliella*.

Fig. 25. Accessorische Drüse von *Butalis fallacella*. *a* Querschnitt, *b* Längsschnitt.

Fig. 26. Accessorische Drüse von *Butalis cuspidella* in der Nähe ihres blinden Endes.

Tafel 10.

Querschnitte durch die ausführenden Geschlechtswege (Fortsetzung von Taf. 9).

Fig. 1. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Aglossa* (bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 3).

Fig. 2. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Hydrocampa* (bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 6).

Fig. 3. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Hydrocampa* (bei *y* im Schema Taf. 8, Fig. 6).

Fig. 4. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Tortrix viridana*.

Fig. 5. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Tinea granella* (bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 8).

Fig. 6. Erster unpaarer Drüsenschlauch von *Tinea granella* (bei *y* im Schema Taf. 8, Fig. 8).

Fig. 7. Zweiter unpaarer Drüsenschlauch von *Aglossa*.

Fig. 8a. *Butalis cuspidella*. Drüsenschlauch, Taf. 8, Fig. 15 *P* bei *x*.

Fig. 8b. *Butalis cuspidella*. Drüsenschlauch, Taf. 8, Fig. 15 *P* bei *y*.

Fig. 9. Schaltstück *a* im Schema Taf. 8, Fig. 12 von *Tortrix viridana*.

Fig. 10. Zweiter unpaarer Drüsenschlauch von *Tinea granella*.

Fig. 11. Zweiter unpaarer Drüsenschlauch von *Hydrocampa*.

Fig. 12. Schaltstück *a* im Schema Taf. 8, Fig. 6 von *Hydrocampa*.

Fig. 13. Zweiter unpaarer Drüsenschlauch von *Tortrix viridana*.

Fig. 14. Dritter unpaarer Drüsenschlauch von *Aglossa*. *a* Theil der Wandung, *b* einzelne Zellen.

Fig. 15. Schaltstück *v* im Schema Taf. 8, Fig. 3 von *Aglossa*.

Fig. 16. Dritter unpaarer Drüsenschlauch von *Hydrocampa*.

Fig. 17. Dritter unpaarer Drüsenschlauch von *Tortrix viridana*.

Fig. 18. Dritter unpaarer Drüsenschlauch. Endtheil nahe der Mündung des Ductus ejaculatorius. Längsschnitt.

Fig. 19. Dritter unpaarer Drüsenschlauch. Anfangstheil an der Mündung der zweiten unpaaren Drüse. Längsschnitt.

Fig. 20. *Butalis cuspidella*. Anfangstheil der Drüse *O* im Schema Taf. 8, Fig. 15.

Fig. 21. *Butalis fallacella*. Drüsenschlauch *V* im Schema Taf. 8, Fig. 17.

Fig. 22. *Butalis fallacella*. Drüsenschlauch *U* bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 16.

Fig. 23. Paariger Drüsenschlauch von *Butalis fallacella*.

Fig. 24. Querschnitt aus der Gegend der Mündung der Vesicula seminalis von *Tortrix viridana* in eine paarige Drüse. Im Schema bei *x*, Taf. 8, Fig. 10.

Fig. 25. *Butalis fallacella*. Drüsenschlauch *W* bei *x* im Schema Taf. 8, Fig. 17.

Fig. 26. *Butalis fallacella*. Querschnitt durch die gemeinschaftlich in den Ductus ejaculatorius mündenden Gänge *b*, *b* im Schema Taf. 8, Fig. 18 *M*.

Tafel 11.

Längsschnitte durch den Penis von

Fig. 1. *Aglossa pinguinalis*. Fig. 6. *Crambus pratellus*.

Fig. 2. *Hydrocampa nymphaeata*. Fig. 7. *Tortrix viridana*.

(Vgl. den Längsschnitt durch den Penis von *Tinea granella*, Taf. 9, Fig. 1 u. 2.)

Allgemein gültige Bezeichnungen.

6, 7, 8, 9 Segmente im Längsschnitt	<i>k</i> kolbenartige Verdickung
<i>Ba</i> Basalmuskeln der Penisröhre	<i>La</i> Theil des einen lateralen Muskelzuges, von den Basalmuskeln ausgehend
<i>C</i> Cuneus	
<i>De</i> Ductus ejaculatorius	<i>Lp</i> Lamina praeputialis
<i>Do</i> Dorsalmuskeln der Penisröhre	<i>Pr</i> Praeputium
<i>G</i> Genitalganglion	
<i>c</i> Beginn der Verwachsung der Penisröhre mit dem 9. Segment	<i>Rt</i> Retractor der innern Theile des Penis
<i>d</i> Chitinhülle des Penis	<i>Vg</i> Valvula genitalis

Fig. 3, 4, 5. Querschnitte durch den Penis von *Aglossa*. *Tr* in Fig. 5 Tracheenquerschnitte.

Fig. 8 u. 9. Seitliche Längsschnitte (schematisch) durch die letzten Abdominalsegmente von *Crambus pratellus*.

Fig. 10. Querschnitt durch den Anfangstheil des Ductus ejaculatorius von *Butalis cuspidella*.

Fig. 11. Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius von *Aglossa*.

Fig. 12. Querschnitt durch den erweiterten Theil des Ductus ejaculatorius von *Crambus pratellus*.

a Chitinauskleidung

b Hypodermis

c Muscularis

d Peritonealhülle

Ueber die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀).

Von

Wilhelm Paulcke.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Hierzu Tafel 12, 12a, 13 u. 13a und 1 Textfigur.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit und die Wahl des Objects wurden durch anderweitige Untersuchungen über die Honigbiene veranlasst.

Die Frage nach der Differenzirung der Zellelemente im Arthropodenovarium beschäftigte die Autoren schon seit langer Zeit, und es wurden zu diesem Zweck bereits die verschiedensten Objecte eingehend untersucht. — Da die Ergebnisse der ältern Arbeiten durch KORSCHOLT eine ausführliche Besprechung und kritische Betrachtung gefunden haben, erscheint an dieser Stelle eine Wiederholung der frühern Befunde sowie der wechselnden Deutung derselben überflüssig, und ich verweise auf die historisch-kritischen Abschnitte in KORSCHOLT's eingehenden Arbeiten.

Nur einige Hauptpunkte mögen hier kurz Erwähnung finden: Die Thatsache, dass Eizellen, Nährzellen und Epithelzellen aus gleichartigen, indifferenten Elementen hervorgehen, wurde schon früh richtig erkannt.

LUBBOCK, 1859, WEISMANN, 1864 (Diptera), CLAUS, 1864, LEUCKART, 1865 (*Cecidomyia*), BESSELS, 1867 (Lepidoptera), bemerkten bereits richtig, dass die verschiedenen Zellelemente im Insectenovarium nur verschiedenartige Entwicklungsformen ursprünglich gleich aussehender Elemente darstellen, und KORSCHOLT setzt die Forschungsergebnisse dieser Autoren — besonders im Gegensatz zu WILL — wieder in ihr volles Recht ein. Die wenig einleuchtende Hypothese der Ei- und Epithelbildung von WILL findet durch KORSCHOLT eingehende Prüfung, und WILL's Deutungen werden als irrthümlich dargelegt.

Die Befunde meiner Untersuchungen bei *Apis mellifica* decken sich mit denen KORSCHOLT's in den principiell wichtigen Punkten und ergänzen dieselben in mancher Hinsicht.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath WEISMANN meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Er gab mir die Anregung zu dieser Arbeit und verfolgte ihr Fortschreiten stets mit theilnehmendem Interesse. Mein Dank gilt weiter Herrn Prof. Dr. HÄCKER, der mich mit seinem werthvollen Rath unterstützte.

Material und Technik.

Sowohl befruchtete wie unbefruchtete Bienenköniginnen fanden zur Untersuchung Verwendung. Als Conservierungsmittel dienten: heisser Sublimatalkohol und Eisessigsublimatalkohol; um diesen Flüssigkeiten ein rasches Eindringen in die Ovarien zu ermöglichen, wurde das Abdomen vom Thorax getrennt und der erste Hinterleibsring vorsichtig entfernt. Vor der Einbettung in Paraffin entfernte ich, da die Objecte sich als genügend gehärtet erwiesen, sämtliche Chitinringe mit Ausnahme der zum Legeapparat entwickelten, wobei die Organe des Abdomens völlig in situ zusammenhängend blieben.

Die Schnitte wurden mit Hülfe von warmem Wasser auf die mit Eiweissglycerin überzogenen Objectträger gebracht.

Nach Proben mit verschiedenen Färbemethoden kam ausschliesslich Schnittfärbung mit BOEHMER's Hämatoxylin und Doppelfärbung mit demselben Farbstoff in Verbindung mit Eosin zur Anwendung.

I. Beschreibender Theil.

Aus praktischen Gründen theilen wir das Ovarium, bezw. die einzelne Eiröhre desselben in verschiedene Abschnitte, um in übersichtlicher Weise in denselben die verschiedenen Zellelemente und ihre gegenseitigen Beziehungen behandeln zu können.

Der Endfaden und die Endkammer bis zur Synapsiszone.

Der sogenannte Endfaden beginnt bei *Apis mellifica* in einer Wucherung des peritonealen Gewebes, ist in dasselbe eingebettet und erscheint an seinem Ursprung knäuelartig aufgewickelt (Fig. 1); answärts erweitert er sich allmählich. Eine deutliche Grenze zwischen Endfaden und Endkammer ist weder in der äussern Gestalt noch in plötzlichen Veränderungen der eingeschlossenen Zellelemente gegeben.

Die Modificationen, welche den Zellen nach und nach ein verschiedenes Aussehen geben, so dass man sie auch äusserlich als zukünftige Eizelle, Nährzelle oder Epithelzelle erkennen kann, gehen ganz successive von Statten.

Im obersten Theil des Endfadens finden sich zahlreiche, quer gestellte Kerne von länglich schmaler Form (Fig. 1) mit Kernkörperchen, die in ihrem Habitus denjenigen sehr ähneln, die KORSCHULT im Endfaden von *Periplaneta* gefunden und abgebildet hat.

Form und Lagerung dieser „Querkerne“ erwähnt bereits LEYDIG 1867 (in: Nov. Act. Acad. Leop.). Er sah dieselben bei *Apis mellifica*, *Osmia bicornis*, *Formica fusca* sowie *Musca domestica* und giebt auch von den Endfäden der drei letzt genannten bereits Abbildungen ¹⁾.

Diese Kerne sind innerhalb des Endfadens in eine gemeinsame Protoplasmamasse eingebettet, die eine Art querfaseriger Structur zeigt, welche besonders da deutlich hervortritt, wo die schmalen Kerne sich abzurunden beginnen. Die ursprünglich lang gestreckten „Querkerne“ erscheinen bald bläschenförmig aufgetrieben (Fig. 1), sie werden mit zunehmender Grösse heller und heller, und das Kernkörperchen tritt scharf tingirt hervor.

Wir haben die Zone vor uns, von der LEYDIG (l. c.) bei *Formica* schreibt: „es löst sich die Kernreihe in eine mir nicht ganz verständliche blasige Zeichnung auf, die sich unter Vergrösserung der blasigen Räume auch noch über den Umfang der Eiröhre erstreckt, bis endlich der zellige Inhalt sich in Querportionen zu scheiden beginnt“.

Um die zu bläschenförmigen Gebilden gewordenen Kerne beginnt ein Protoplasmaleib sichtbar zu werden; Zellgrenzen erscheinen, und es treten mehrere Kernkörperchen auf: wir haben die Entstehung der Elemente vor uns, welche ältere Autoren als „Keimzellen“ bezeichnen; nach der neuern Terminologie die Ureizellen. Daneben sehen wir vereinzelte Kerne vor uns liegen, welche denen im Endfaden gleichen; dieselben nehmen Anfangs — wie dies auch KORSCHULT bei verschiedenen andern Insecten beobachten konnte — nicht an der formalen Differenzirung Theil, sondern bleiben auch hier bei *Apis* in ihrer ursprünglichen Gestalt lange erhalten, um weiter analwärts in der Eiröhre, wie wir später sehen werden, die Epithelzellen zu bilden.

1) Zu erwähnen ist nach KORSCHULT's Befunden, dass bei *Bombus* die Kerne im Endfaden weder diese längliche Gestalt noch die charakteristische Querstellung zeigen.

Zu Beginn der formalen Differenzirung haben wir also zweierlei Elemente: erstens undifferenziert bleibende Kerne, welche später dem Follikelepithel den Ursprung geben, und zweitens als Keimkerne oder Ureikerne zu bezeichnende Elemente, welche sich weiterhin, wie wir sehen werden, nach Bildung eines Zelleibs, zu Eizellen und Nährzellen differenziren (Fig. 1).

In den Kernen der sich bildenden Ureizellen verdichtet sich das Chromatin mehr und mehr, Anfangs zu einer lockern Körnchenmasse, in der (meist 2) Kernkörperchen noch deutlich hervortreten; bald verschwinden diese jedoch, und wir kommen an eine kurze Zone, in welcher allem Anschein nach Kern- und damit wohl auch Zelltheilungen auftreten.

Das Verhalten des Chromatins, welches in dieser Phase häufig einseitig am Kernrand gelagert ist, und seine starke Tingirbarkeit machen die Annahme sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit der (MOORE'schen) Synapsiszone (Fig. 2) zu thun haben, welche bei der Ovogenese und Spermatogenese von MOORE, BRAUER, HÄCKER, WOLTERECK u. A. beobachtet, beschrieben und abgebildet wurde.

Bemerkenswerth ist, dass kurz nach dieser Zone kleinere Zellen (Fig. 2, *Nz*) auftreten, welche im Habitus den grössern durchaus gleichen und nicht etwa mit den undifferenzierten Kernen (Fig. 2, *EpK*) zu verwechseln sind, die sich am Rande der Eiröhre vereinzelt finden. — Ferner muss hervorgehoben werden, dass nach dieser Zone etwas weiter analwärts die ersten deutlichen (Fig. 2, *Eiz*) Eizellen auftreten, welche sich durch raschere Grössenzunahme des Plasmaleibs sowie durch Anfangs stark excentrisch liegendes, geballtes Chromatin auszeichnen; ausserdem ist an dieser Stelle der Eiröhre das häufige Vorkommen von Zellen zu constatiren, in denen das Chromatin in zwei Portionen getrennt ist (Fig. 2).

Alle diese Vorgänge, verbunden mit der Vermehrung der Zahl der Zellen, lassen die Möglichkeit offen, dass wir es in der Synapsiszone auch bei *Apis* mit Theilungsvorgängen zu thun haben, obschon ich klare Kerntheilungsbilder nie mit Sicherheit nachweisen konnte.

Die Differenzirungszone.

Fast unvermittelt treten sofort nach der Synapsiszone die ersten deutlichen Eizellen auf, während es nicht möglich ist, in dem vorhergehenden Abschnitt mit Sicherheit zu sagen, welche Elemente die zukünftigen Eizellen darstellen.

Ein bestimmter Platz in der Eiröhre ist jeden Falls für die Entstehung der Eizellen nicht ausschlaggebend; wir finden sie Anfangs sowohl in der Mitte wie am Rande derselben liegen (Fig. 2). Sie wachsen ziemlich rasch durch Zunahme an Eiplasma; ihr Anfangs ganz randständig gelagerter, bläschenförmiger Kern wächst gleichfalls, er rückt allmählich in die Eimitte, und das bisher seitlich zusammengeballte Chromatin verbreitet sich zum Theil mit feinem Netzwerk, welches von einer mehr oder weniger excentrisch liegenden, scharf durch die Färbung hervortretenden compacten Chromatinmasse ausstrahlt (Fig. 2 u. 3).

Während Anfangs (Fig. 2) die Eizellen zu 2 und 3 neben einander liegen, sehen wir sie nach und nach aus einander rücken, sich in der Medianlinie der Eiröhre hinter einander ordnen und eine Querlage einnehmen (Fig. 3).

In der Synapsiszone bemerkten wir, wie oben bereits erwähnt wurde, das zahlreiche Auftreten kleinerer Zellen; dieselben liegen Anfangs unregelmässig zerstreut zwischen den Eizellen und stellen die Nährzellen dar. Ihre anfänglich scharfe Zellcontour wird in der Differenzirungszone rasch undeutlich und scheint schliesslich ganz zu verschwinden (Fig. 2 links u. 3 rechts). Das Chromatin ihrer Kerne wird fein verteilt; 1—2 Kernkörperchen treten hervor; die Kerne selbst werden grösser und nehmen eine ovale Gestalt an. Gleichzeitig ordnen sich diese Nährzellen schräg zur Wandung der Eiröhre in Reihen hinter einander von der Eiröhrenwandung aussen in der Richtung gegen das Eiröhreninnere einwärts und zugleich analwärts. Die Kerne sind dabei in die Längsrichtung gleich laufender Plasmazüge eingebettet, in denen sich Zellgrenzen nicht mehr nachweisen lassen. Die ganze Erscheinung erinnert ausserordentlich an das Bild, welches KORSCHULT von der Endkammer der *Notonecta* giebt; sowohl Form als Lagerung der Kerne, wie die der plasmatischen Züge, in welchen dort die Kerne am Rande liegen, zeigen grosse Aehnlichkeit.

Ein grosser Unterschied ist allerdings vorhanden: bei *Apis* fehlt der centrale protoplasmatische Raum; an seiner Stelle liegen die wachsenden Eizellen.

Im theoretischen Theil werde ich auf diesen Punkt zurückkommen. Jeden Falls erkennen wir mit Sicherheit, dass die in und nach der Synapsiszone gleichzeitig mit den grossen Eizellen sich differenzirenden kleineren Zellen die Nährzellen darstellen, zumal wir die allmähliche Umwandlung derselben zu ihrer Bestimmung Schritt für Schritt verfolgen können.

Der Zustand scheinbarer Degeneration, während dessen die Zellgrenzen schwinden, geht rasch vorüber; in den Plasmasäulen, in denen die Nährzellkerne in so eigenartiger Weise angeordnet sind, sehen wir wieder Zellgrenzen auftreten (Fig. 3). Der Zelleib wächst, rundet sich ab, während dabei der Kern in Grösse und Structur Anfangs kaum Veränderungen zeigt. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen drängen sich die Nährzellen zwischen die aus einander rückenden Eizellen, bezw. sie werden durch Wachstumsvorgänge zwischen die Anfangs eng an einander gelagerten Eizellen geschoben, so dass diese aus einander gedrängt werden (Fig. 3). Wir haben damit den Anfang der Bildung von Ei- und Nährkammern, bei welchem Vorgang die Epithelzellen eine wichtige Rolle spielen.

Die vereinzelt auftretenden noch undifferenzierten Kerne, welche das Aussehen der Keimkerne beibehalten, waren bis zur Synapsiszone zu verfolgen (Fig. 1 u. 2).

Nach dieser wichtigen Zone treten diese Kerne in grösserer Anzahl auf, doch behalten sie stets in Structur, Form und Grösse äusserlich denselben Charakter: den Habitus der ursprünglichen „Querkerne“ (Fig. 2, 3).

Bisweilen spitzen sie sich an einem oder an beiden Enden etwas zu. Oefter treten in diesen Epithelkernen 2 Kernkörperchen auf, was ich bei der in der Differenzierungszone stattfindenden starken Vermehrung der Kerne mit Theilungsvorgängen in Verbindung bringen möchte, obschon es mir nie gelang, überzeugende Theilungsbilder zu sehen.

Irgend welche Uebergänge von Nährzellkernen oder gar von Keimbläschen oder Derivaten derselben zu Epithelkernen, die eine Deutung im Sinne WILL's zulassen könnten, habe ich nirgends bemerken können.

Um die an der Wandung der Peritonealhülle dicht neben einander liegenden Epithelkerne erscheinen Zelleiber und Zellgrenzen (Fig. 3); dieser Vorgang spielt sich ungefähr gleichzeitig mit dem Auseinanderrücken der Eizellen und der Zwischenlagerung der Nährzellen ab, so dass wir von diesem Zeitpunkt ab auch von Epithelzellen sprechen können, neben denen allerdings noch lange Epithelkerne ohne Zellabgrenzung vorkommen.

Die in den fertigen Epithelzellen liegenden Kerne sind bedeutend kleiner und runden sich nach und nach ab (Fig. 3).

Zone der Kammerbildung.

Der Beginn der Kammerbildung äussert sich, wie schon erwähnt, zuerst im Auseinanderrücken der Ei- und dem Dazwischenrücken der

Nährzellen; die Eizellen platten sich ab und nehmen eine Querlage in der Eiröhre ein, mit Ausnahme der jeweils ersten Eizelle, welche im jungen Ovarium in jeder Eiröhre gleichsam den Weg zu bahnen hat (Fig. 6a u. b).

Die Art, wie sich die erste (älteste) Eizelle den Weg durch das peritoneale Gewebe bahnt, ist so eigenartig, dass ich die von mir gesehenen Bilder an dieser Stelle wiedergeben und kurz beschreiben will.

An einer frisch ausgeschlüpften Bienenkönigin hatten die Eianlagen erst ungefähr die Hälfte bis $\frac{2}{3}$ der Leitungswege analwärts zurückgelegt; ein vollständiger Durchbruch des Lumens zum Eileiter war noch nicht erfolgt. Vom Endfaden an waren alle Differenzierungsstadien in normaler Weise bis zur deutlichen Kammerbildung zu sehen; die analwärts vorgerückten Eier hatten die charakteristische Querlage eingenommen; hinter jedem Ei lagerten die dazu gehörigen Nährzellen; die Epithelbildung hatte begonnen. Einzig und allein das jeweils älteste, in der Eiröhre am weitesten vorgerückte Ei zeigte keine Abplattung und keine Querlagerung, sondern es hatte — und mit ihm sein bläschenförmiger Kern — den grössten Durchmesser in der Längsrichtung der Eiröhre (Fig. 6a u. b u. Fig. 7). Dieses Ei ist stets stumpf kegelförmig, mit analwärts gerichteter Spitze; umhüllt wird es von einer Epithelkappe, die in eigenartiger Weise analwärts in einen Strang (Fig. 6 u. 7 *Gstr*) übergeht, welcher reichlich mit Kernen erfüllt ist, die den im peritonealen Gewebe — in das der Strang analwärts übergeht — liegenden Kernen ausserordentlich ähneln. Eine offene Verbindung mit dem gemeinsamen Ausführungsgang der Eiröhren, dem Eileiter, besteht in diesem Stadium noch nicht.

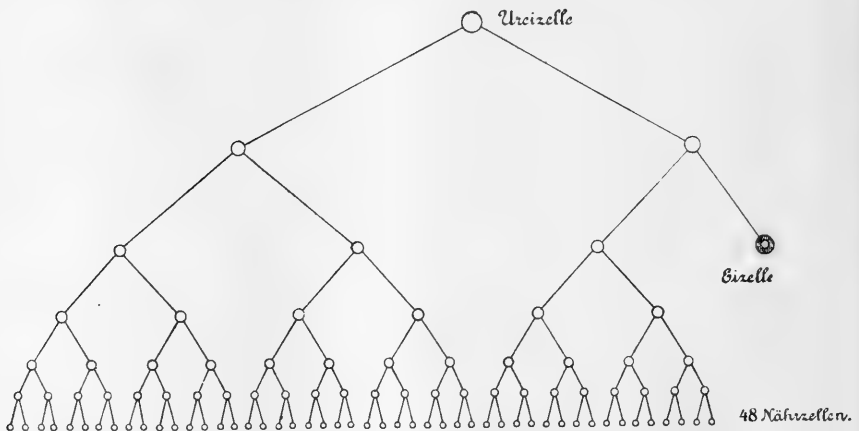
Leider lag mir nicht genügend Material vor, auf Grund dessen ich den Verlauf des ganzen Vorgangs hätte beobachten können. Der in das peritoneale Gewebe analwärts übergehende Strang scheint bahnbrechend und dirigirend für die Eiröhre zu wirken, die er gleichsam an ihrer Epithelkappe hinter sich her zieht, und die keilförmige Gestalt des ersten Eies ist auch zum Durchbruch durch das peritoneale Gewebe, zur Herstellung des Lumens, in dem die später gebildeten Eier nachfolgen können, die zweckmässigste Form.

Alle nachfolgenden Eier zeigen aus mechanischen Gründen in demselben Alter eine platt gedrückte Form sowie ausgesprochene Querlagerung, welche erst später nach und nach naturgemäss in eine Längslage in der Eiröhre übergehen muss, sobald die gestreckte Form der cylindrischen Eiröhre bei intensivem Wachsthum der Eier nur noch in der Längsrichtung eine Ausdehnung gestattet.

Verfolgen wir nach diesem Excurs die Entstehung der Nähr- und Eikammern weiter.

Als bildender Factor bei der Abkammerung ist vor allem das Epithel thätig. Wir sahen die Epithelkerne an der Wandung der Eiröhren liegen; es treten Zellgrenzen um die einzelnen Epithelkerne auf. Das Epithel wuchert dann vom Eiröhrenrand jeweils direct vor einem Ei nach einwärts und bildet Anfangs eine die ganze Eiröhre durchziehende Platte (Fig. 3, links). In diesem Stadium pflegt vor den Eizellen eine leichte ringförmige Einschnürung der Eiröhren aufzutreten (Fig. 4). Hinter jede Eizelle haben sich die dazu gehörigen Nährzellen gelagert und zwar stets in anscheinend gesetzmässiger Zahl.

Auf medianen Längsschnitten sind fast stets 4 Nährzellen neben einander und 4 hinter einander liegend sichtbar, und zwar wiederholt sich dieses Mengenverhältniss hinter jeder Eizelle in regelmässiger Weise. Wenn man nun für den Cylinder, welche Form die Eiröhre doch ungefähr darstellt, den Inhalt von Zellen berechnet und dabei die Anzahl der Nährzellen — wie oben angegeben — von einem medianen Längsschnitt zu Grunde legt, so ergiebt diese Berechnung für jede Nährkammer einen Inhalt von 50 Nährzellen. Man kommt damit der Zahl 48 sehr nahe, und es ist ausserordentlich wahrscheinlich, dass auf je 1 Ei 48 Nährzellen kommen, zumal die Form der Eiröhren doch nicht so mathematisch gleichmässig ist, dass die auf dem Wege der Gleichung gefundene Zahl absolut genau sein müsste.



Bei der Zahl von 48 Nährzellen für eine Eizelle würden wir nebenstehendes Schema für die Theilungen der Ureizelle und ihrer Ab-

kömmlinge bis zur definitiven Bildung der Eizelle und ihrer Nährzellen erhalten.

Die Epithelzellen bilden um das Ei eine halbhohlkugelförmige Kappe (Fig. 4), d. h. es hat den Anschein, als ob die vorwärts drängende Eizelle die Epithelplatte mehr und mehr ausbuchtet, so dass sie nach und nach von einer Epithelhülle umfasst wird (Fig. 7—12), deren Wachsthumsherd jene Anfangs plattenförmige Epithellage darstellt, in der sich noch lange Epithelkerne ohne Zellgrenzen erhalten. — Die direct vor dem Ei gelegenen Epithelzellen behalten auch noch lange ihre platt gedrückte Form, während sich die seitlich am Ei liegenden rasch zu hohen, zu Beginn sehr schmalen Cylinderepithelzellen umformen. — Bemerkenswerth ist, dass die Epithelplatte auch anwärts stets den Ansatz zu einer Umfassung des nächst vorangehenden Nährzellcomplexes macht (Fig. 8—14). Das gleiche Verhalten hat KORSCHULT bei *Dytiscus* beobachtet und abgebildet.

Diese Ansätze zur Umfassung der Nährzellen werden meist bald aufgegeben; in seltenen Fällen (Fig. 8 u. 10) findet man jedoch bei jungen Nährkammern eine einigermaassen continuirliche Epithelhülle. Bei ältern Nährkammern schwindet dieselbe dann stets bis auf ganz minimale Reste, welche sich aber fast immer in Form vereinzelter Epithelzellen finden lassen (Fig. 1, 2).

Bei fortschreitender Abkammerung schnürt sich die Epithelhülle hinter dem Ei ein, so dass dieses mit den Nährzellen nur noch durch eine kleine Oeffnung in Verbindung bleibt, durch welche es regelmässig einen Fortsatz aus der nun vollendeten Eikammer in die dahinter liegende, ihm zugehörige Nährkammer streckt (Fig. 10—14). Dieser Eifortsatz, den schon LEYDIG beobachtete, tritt in engsten Contact mit den nächst liegenden Nährzellen.

Hand in Hand mit der Vollendung der Abkammerung gehen verschiedene, zum Theil mit derselben in inniger Beziehung stehende Veränderungen in der Beschaffenheit der Zellelemente vor.

Von der Differenzirung der Epithelkerne zu Cylinderepithelzellen war bereits die Rede; zu erwähnen ist noch, dass die Epithelkerne, nachdem sie sich mit einem Plasmaleib und einer Zellgrenze umgeben haben, sich abrunden, vergrössern und ein lockeres Chromatingerüst aufweisen. Jeden Falls müssen die Epithelkerne bzw. Zellen sich in grossem Maasse durch Theilung vermehren, bis aus den wenigen Kernen, deren Auftreten wir vom Endfaden an beobachten konnten, die grosse Zahl von Epithelzellen entsteht, welche nöthig zur Bildung der Eikammer ist.

Die auffallendsten Veränderungen machen die Nährzellen durch. Von KORSCHOLT besonders (1891) u. A. sind diese Vorgänge bei den verschiedensten Insecten beobachtet und eingehend beschrieben worden. — Bei *Apis* liegen im Allgemeinen die gleichen Verhältnisse vor. Mit beginnender Abkammerung finden wir die Nährzellen bereits in starkem Wachsthum begriffen (Fig. 3). Sowohl der Zelleib als der Kern vergrössern sich; in letzterm tritt deutlich ein grosser Kernkörper in der fein granulirten Kernmasse hervor (Fig. 3). Mit zunehmendem Wachsthum platten sich die ursprünglich runden Nährzellen gegen einander ab und nehmen eine unregelmässig polygonale Gestalt an (Fig. 9 u. 10); das Chromatin ihrer Kerne verdichtet sich und zeigt verschiedene Kernkörper. Aus der runden Gestalt gehen die Kerne allmählich in eine lappige Form über, d. h. sie senden Fortsätze aus, welche die Nährzellen bald nach den verschiedenen Richtungen durchziehen (Fig. 11 u. 15). — Die Anfangs deutlichen Kernkörper verschwinden nach und nach, und der charakteristisch geformte Nährzellkern zeigt eine feinkörnige Beschaffenheit; er hat die assimilirende und secernirende Thätigkeit begonnen, welche KORSCHOLT eingehend bei den Nährzellen verschiedener Insecten festgestellt hat (Fig. 11 u. 12).

Bis zu diesem Stadium ist die Eikammer im Verhältniss zur Nährkammer, von welcher sie an Grösse 2—3 mal übertroffen wird, nur wenig gewachsen. — Die Eizelle selbst hat inzwischen auch weniger tief greifende sichtbare Veränderungen erfahren.

Mit Beginn der Kammerbildung verliert das Keimbläschen seine vorher so charakteristische feinfädige, gerüstartige Chromatinstructur. Das Chromatin ballt sich in der Mitte des Kerns zu einem wenig distinct geformten Klümpchen zusammen, aus dem sich ein grösserer heller „Keimfleck“ und neben diesem eine Anzahl kleiner, meist runder Kernkörper bilden (Fig. 6a). Im Allgemeinen sieht man die runde Form der Keimbläschen vorwiegen, doch kommen auch (Fig. 9 u. 11) Keimbläschen mit Einbuchtungen und solche von lang gestreckter Form vor, woraus man auf amöboide Bewegungsfähigkeit derselben, wie dies von andern Autoren (WEISMANN, KORSCHOLT u. A.) an verschiedenen Objecten beobachtet wurde, schliessen kann.

Charakteristisch ist, und ich kann damit auch KORSCHOLT's Befunde am vorliegenden Object bestätigen, dass bei Beginn der Nahrungsübermittlung an das Ei durch die Nährzellen, welche sich äusserlich, nach vollendeter Abkammerung, deutlich durch die immer stärker werdende lappige Form des Kerns bemerkbar macht, das Keimbläschen

sich stets der Nährkammer nähert und schliesslich in die Nähe der Oeffnung tritt (Fig. 13—15), durch welche der von ihr in die Nährkammer gehende Fortsatz die Aufnahme der von den Nährzellen secernirten Nahrungsstoffe übermitteln, gleichsam eine Brücke für dieselben darstellt. — In einigen Fällen konnte ich auch die von KORSCHULT beobachtete Körnchenzone um das Keimbläschen am fixirten und gefärbten Präparat sehen.

Nachzutragen ist noch, dass das Ei, welches bei Beginn der Abkammerung eine schmale Form besitzt und quer in der Eiröhre liegt, sich Anfangs mehr und mehr abrundet und dann naturgemäss bei stärkerer Grössenzunahme der Form der Eiröhre entsprechend eine lang gestreckte Gestalt annimmt.

Das Schicksal der Nährzellen.

KORSCHULT erwähnt schon, dass die secernirende Thätigkeit der Nährzellen auf eine bestimmte Nährperiode beschränkt ist, und zeigte an verschiedenen Objecten eingehend, welche Veränderungen diese Zellen und ihre Kerne allmählich durchmachen, Veränderungen, die sich auch bei dem vorliegenden Object Schritt für Schritt verfolgen lassen.

Auch bei *Apis* beobachten wir das ausserordentlich rasche Wachstum und die damit zunehmende Verzweigung des Kerns der Nährzellen; mit Beginn der Fortsatzbildung des Nährzellkerns scheint die Nahrungsabgabe an die Eizelle anzufangen, da dieselbe zu diesem Zeitpunkt in innigste Verbindung mit den anliegenden Nährzellen durch einen Fortsatz tritt, der das Einströmen des Nährmaterials vermittelt. Die feinkörnige, auf diesem Wege dem Ei zugeführte Nährsubstanz erfährt in demselben weitere Umwandlungen, die eigentliche Dotterbildung tritt ein; wir sehen, als eine Art Vorstufe der Dotterschollen, eosinophile Kugeln (Fig. 14, 15, 18) auftreten (cfr. VAN BAMBEKE's und WOLTERECK's Beobachtungen über den Dotterkern); wie dieselben entstehen, darüber will ich mir kein Urtheil erlauben.

Interessante Aufschlüsse gaben jedoch meine Präparate bezüglich des Verbleibs der Nährzellen und des Schwundes der Nährkammern.

Ueber diesen Punkt schreibt KORSCHULT: „Das Ei wächst nunmehr sehr rasch und lässt nach einiger Zeit das Nährfach an Grösse hinter sich. Damit geht die Aufgabe der Ernährung des Eies von den Eizellen [? wohl Druckfehler für Nährzellen W. P.] auf das Epithel über, und die erstern (Nährzellen) halten in ihrer Entwicklung inne, um allmählich zu veröden.“ — Bei *Apis* liegen die Verhältnisse

anders. Die Nährzellen und mit ihnen die ganzen Nährkammern wachsen sehr rasch und entfalten eine intensive secernirende Thätigkeit, d. h. Nahrungsabgabe an die Eizelle, welche in Folge dessen dann auch rasch an Grösse zunimmt. Mit der Grössenzunahme der Eizelle ist aber bei *Apis* keine allmähliche Verkleinerung und Verödung der Nährkammer verbunden, sondern dieselbe nimmt fast bis zuletzt an Grösse zu. Plötzlich sehen wir dann nicht mehr Eikammer und Nährkammer abwechseln, sondern Eikammer an Eikammer stossen; die Nährkammer ist verschwunden, und nur bisweilen sind noch kümmerliche Reste (Fig. 16 u. 17) derselben zu entdecken.

Wo bleiben nun die Nährzellen, und wie erklärt sich ihr auffälliges rasches Verschwinden? Auf diese Frage geben einige Bilder, die ich wiederholt an meinen Präparaten sah, eine klare Antwort.

Kurz bevor die Eier aus den Tuben in den Eileiter treten, wird **plötzlich** der ganze Inhalt der Nährkammer, durch die vom Eifortsatz in der Follikelepithelhülle offen gehaltene Pforte, in die Eikammer entleert, und wir finden noch deutlich erkennbar die geformten Elemente der Nährzellen in der Eizelle. Im Ei liegen die charakteristisch verzweigten körnigen Nährzellkerne mitten in der feinkörnigen Zone, die sich weit in den bereits in Bildung begriffenen Dotter hineinzieht (Fig. 15).

Da diese Nährzellreste bald verschwinden und schliesslich das Ei von Dottermaterial erfüllt wird, liegt die Erklärung nahe, dass sämtliche, auf die eben geschilderte Weise in das Ei entleerte Nährzellreste zu Dottermaterial werden.

Auf Fig. 15 ist ein Stadium dargestellt, welches gerade in dem Augenblick fixirt wurde, als ein Teil des Nährkammerinhalts schon in die Eikammer entleert war, während der Rest noch ausserhalb derselben liegt.

Mit dem Eindringen der Nährzellen, welche schon kurz vorher Degenerationserscheinungen (Schwinden der Zellcontouren, Fig. 14) zeigten, ist selbstverständlich der Fortsatz, den das werdende Ei in die Nährkammer gestreckt hatte, zurückgedrängt bzw. eingezogen worden, und das Ei gewinnt bedeutend an Volumen, was sich der Gestalt der Eiröhre entsprechend in einer starken Längenzunahme äussert.

Die alte Oeffnung der Eikammer wird völlig verschlossen; an diese Stelle treten ebenfalls Cylinderepithelzellen, und es scheint, als ob die an der Grenze zwischen Ei- und Nährkammer stets befindlichen

Epithelkerne (Fig. 12—15) diesen Verschluss bilden und sich mit Zellgrenzen umgeben.

Geringe Reste alter Nährkammern in Gestalt — gewöhnlich — kleiner Lumina zwischen den jetzt an einander stossenden Eikammern sind vielfach zu finden und in Fig. 16 und 17 dargestellt.

Das Follikelepithel.

Wie oben erwähnt, umgeben sich bei der Kammerbildung die Epithelkerne mit Zelleib und Zellgrenze; so entsteht hohes Cylinderepithel, dessen Epithelzellen — wenschon ich Theilungsfiguren nicht beobachten konnte — sich in grossem Maassstab während des Eiwachstums vermehren müssen, da sie schliesslich in enormer Anzahl das Ei von allen Seiten umhüllen. — Zur Zeit der stärksten Längsstreckung des Eies erfüllen dann die Epithelzellen ihre Aufgabe, das wachsende Ei zu umhüllen, nicht mehr dadurch, dass sie an Menge zunehmen, sondern auch durch Grössenzunahme und Formveränderung. Das hohe Cylinderepithel (Fig. 12) flacht sich mehr und mehr ab (Fig. 13—15), und schliesslich, nachdem der gesammte Nährkammerinhalt vom Ei aufgenommen ist, beginnen noch weitere Veränderungen mit den Epithelzellen und ihren Kernen sichtbar zu werden, die hauptsächlich mit der Chorionbildung in enger Beziehung stehen (Fig. 18 u. 19).

Vor allem nähern sich zur Zeit der Nährkammerentleerung die Epithelkerne, welche bisher ungefähr in der Mitte ihrer Zellen lagen, der Innenseite, d. h. sie rücken gegen die Eiwand zu (Fig. 15); sehr oft ragt das Follikelepithel zapfenförmig (Fig. 19) in die Dottermasse, und um die grossen ovalen, mit locker liegenden Chromatinkörnchen erfüllten Epithelzellkerne ist die Zellcontour geschwunden. Mit KORSCHOLT möchte ich diese Fortsatzbildung als ein Mittel zur Oberflächenvergrösserung ansehen, die von Wichtigkeit ist, da bei der Beschaffenheit des als cuticulare Abscheidung des Follikelepithels gebildeten Chorions eine nachträgliche Längenzunahme des Eies innerhalb der sie umgebenden Hülle aus undehnbarem Chitin nicht mehr möglich wäre, wenn nicht auf andere Weise — in diesem Falle durch Streckung der faltigen Membran — eine nachträgliche Ausdehnung stattfinden könnte.

Die eben erwähnten Einbuchtungen im Chorion glätten sich schliesslich aus, und der Dotter liegt eng der ihn prall umschliessenden Chorionhülle an.

Das Epithel degenerirt dann sehr rasch, es wird flacher und

flacher; von Zellgrenzen ist nichts mehr zu sehen, von den Kernen nur noch minimale Reste, und das Ei hat bei seinem Austritt in den Leitungsapparat keinen nennenswerthen Widerstand zu überwinden, wenn es die dünne degenerirte Follikelepithelhülle (Fig. 20a—e) durchbricht.

II. Theoretischer Theil.

Die kerngeschichtlichen Befunde stimmen in der Hauptsache mit KORSCHOLT'S Untersuchungsergebnissen überein, besonders in dem Hauptpunkt, dass auch bei *Apis* Eizellen, Nährzellen und Epithelzellen aus gleichartig aussehenden Elementen des Endfadens hervorgehen.

Das Epithel zeigt bei *Apis* die gleiche Bildungsweise wie bei den übrigen untersuchten Insecten, und die Epithelkerne weisen eine grosse formale Uebereinstimmung mit den indifferenten Kernelementen des Endfadens auf, ja sie sind, wie dies KORSCHOLT schon fand, direct bis in den Endfaden zurück zu verfolgen, nehmen also schon dort ihren Ursprung.

Von Bedeutung scheint die Synapsiszone zu sein (Fig. 2). Wie oben erwähnt, beginnt bei *Apis* in und nach dieser Zone eine Vermehrung der Zellen, es werden Grössenunterschiede bemerkbar, die ersten deutlichen Eizellen treten auf. Ausgesprochene, typische mitotische Bilder konnte ich in der Synapsiszone, die sich durch die charakteristische einseitige Anhäufung des Chromatins in den Kernen auszeichnet, nicht mit Sicherheit constatiren. Bilder, die entfernt an Mitosen erinnern, sind, ebenso wie bei dem WOLTERECK'schen Object, wohl vorhanden, und WOLTERECK kam auf den Gedanken, dass die Synapsis eine unterdrückte mitotische Theilung darstelle. Meine Bilder weichen von denen WOLTERECK's nur in so fern ab, als Nucleolen in diesem Stadium bei *Apis* nicht deutlich hervortreten.

Bezüglich der Deutung der Synapsiszone komme ich zu einem ähnlichen Schluss wie WOLTERECK, wenn auch in stark erweitertem Sinne.

Dass Theilungen in dieser Zone stattfinden müssen, steht bei der gleich nach derselben zu beobachtenden Mengenzunahme der Zellen, verbunden mit der Sonderung in Nähr- und Eizellen, ausser Zweifel.

Dass die verschiedenen Autoren, trotz eifrigen Suchens, an den mannigfachsten Objecten keine Mitosen oder nur wenige auf Mitosen deutende Figuren fanden, hat meiner Ansicht nach seinen Grund darin, dass wir es in der Synapsis mit einer Zone zu thun

haben, in der verhältnissmässig ausserordentlich wenige Mitosen stattfinden, und zwar nur bei den Theilungen, welche zur Entstehung der Eizellen führen, während bei den Theilungen der zu Nährzellen werdenden Zellelemente, wie WOLTERECK sagt, die „Mitose unterdrückt“ wird, und, wie ich hinzufügen will, Amitose an ihre Stelle getreten ist.

Zur Begründung dieser meiner Ansicht sei Folgendes hervorgehoben:

Die einseitige Lagerung, die theilweise Concentrirung des Chromatins stellen gleichsam noch Anklänge an die Mitose dar, welche zu der Zeit, als noch alle Keimzellen zu Eizellen wurden, Regel war, dagegen weist das Auftreten zweikerniger Zellen (Fig. 2) und das Fehlen der Asterstadien auf das Vorhandensein amitotischer Processe hin.

Wir haben es demnach mit einer verhältnissmässig neuen Einrichtung zu thun, da dies Auftreten der Nährzellen doch jeden Falls als eine secundäre Erscheinung aufzufassen ist. — Wie auch PETER hervorhebt, war für die Nährzellen und die vegetative Function ihrer Kerne die geringere Concentration des Chromatins bei der Amitose in so fern von Vortheil, als ihre Kerne gleich nach der Theilung wieder ihre ernährende Thätigkeit — am Anfang zum Zwecke des eigenen Wachstums und der Constituirung des Nährzellorganismus selbst — aufnehmen konnten, wozu sich der mitotisch theilende Kern mit einer starken Chromatinverdichtung offenbar nicht eignet.

Wir haben hier wieder eine Bestätigung der VOM RATH'schen Ansicht, dass Amitose hauptsächlich in Zellen auftritt, „die in Folge besonderer Specialisirungen einer intensiven Assimilation, Secretion oder Excretion vorstehen, ferner in allen abgenützten Geweben und folglich da, wo die Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben“¹⁾.

Bezüglich der Nährzellen äussert sich vor allem KARL PETER im gleichen Sinne zu dieser Frage in seiner Arbeit: „Ueber die Bedeutung der Nährzellen im Hoden“ (in: Arch. mikr. Anat., 1898) und schreibt bezüglich der Nährzellen: „Während die Theilung der Spermazellen stets auf dem Wege der Mitose vor sich geht, sind karyokinetische Bilder bei den Nährzellen nie zur Beobachtung gelangt, dagegen hat man oft Formen gefunden, welche eine directe Kerntheilung

1) Der Sperrdruck rührt von mir her.

dieser Gebilde sicher annehmen lassen (VOM RATH, ETZOLD, TELLEYES-NICZKY).“

Ebenso fand auch PETER nie eine mitotisch sich theilende Nährzelle, und er bringt das Fehlen der Mitose bei Nährzellen in directe Verbindung mit ihrer nutritiven Thätigkeit. Er präcisirt seine Auffassung vor allem in dem Satz: „Je intensiver die individuelle Thätigkeit der Zelle ist, desto feiner vertheilt sich die chromatische Substanz im Kern.“

Diese Ansicht steht in engstem Zusammenhang mit den Forschungsergebnissen der verschiedensten Autoren, z. B. GILSON, BORN, RÜCKERT und vor Allem auch mit der sehr eingehenden Arbeit KORSCHELT's: „Ueber die Morphologie und Physiologie des Zellkerns“, die PETER in seiner Arbeit nicht berücksichtigt, in welcher aber gerade auf das Chromatinverhalten nutritiv und secretorisch thätiger Zellen (Nähr- und Drüsenzellen) ein Hauptaugenmerk gerichtet ist; besonders auf den engen Zusammenhang zwischen der Function des Kernes und der feinen, weitläufigen Chromatinvertheilung erstens im Kern selbst und zweitens durch den Kern mittels seiner gelappten Form (Oberflächenvergrößerung) weist KORSCHELT in der genannten Arbeit wiederholt hin.

Alle Beobachtungen der genannten Autoren, wie meine eigenen, vereinigen sich zu dem Schluss, dass die feine Vertheilung (Oberflächenvergrößerung) der chromatischen Substanz in engster Beziehung zum Stoffwechsel (Assimilation und Secretion) steht; keiner der Autoren konnte bei Nährzellen Mitosen beobachten. Die Synapsiszone zeigt Kernbilder, welche nur noch ganz entfernt an Mitosenstadien erinnern; es findet in dieser Zone i. sp. eine verhältnissmässig nur geringe Chromatin-Concentration statt. Nach der Synapsiszone ist aber eine bedeutende Zellvermehrung mit Sicherheit zu constatiren, so dass es gerechtfertigt erscheint, die Synapsis mit Theilungsvorgängen und zwar mit amitotischen in Verbindung zu bringen: Theilungsvorgänge, die ich als einen Uebergang von der Mitose zur Amitose ansprechen möchte.

Von weiteren Erscheinungen im Zelleben des Bienenovariums habe ich noch auf folgende einzugehen. Ein merkwürdiges Vorkommniss ist im oberen (= oralen) Theil der Eiröhre, kurz nach der Differenzierungszone zu beobachten (Fig. 2 u. 3). In diesem Theil der Eiröhre scheinen die neugebildeten, als Nährzellen mit Sicherheit anzusprechenden Elemente zu degeneriren, indem besonders ihre Zell-

grenzen unsichtbar werden. Dieser Vorgang hängt offenbar auf das innigste mit dem Beginn der Kammerbildung zusammen; er leitet dieselbe gewissermaassen ein, der Zellgrenzenschwund und die reihenweise Anordnung in protoplasmatischen Zügen, verbunden mit der Einnahme der medianen Lagerung der Eizellen, dient, meiner Ansicht nach, dem Zweck, leichter Ordnung in das scheinbare Chaos von Nähr- und Eizellen zu bringen und in zweckentsprechender Weise — durch plastischere Beschaffenheit des Materials und die zur Mechanik der Verschiebung günstige Lagerung durch Herstellung schiefer, analwärts convergirender Gleitflächen — diese Rangirarbeit zu erleichtern, durch welche hinter jede Eizelle die ihr zugehörigen Nährzellen gelangen.

Bezüglich der Kammerbildung und der Entstehung der Eiröhren im Allgemeinen sprechen meine Befunde für die Ansicht KORSCHOLT's, dass die Abkammerung als eine secundäre Erscheinung aufzufassen ist.

Als das phylogenetisch jüngste Stadium ist die bei *Apis* in sehr vollkommener Weise durchgeführte Eintheilung in Nähr- und Eikammern zu betrachten; dafür, dass die Verbindung zwischen beiden früher eine weitere, offnere war, dass Nährzellen und Ei ohne Abschnürung von einander und ohne Trennung durch das „Follikelepithel“ waren, sprechen Bilder wie Fig. 8, 9, 10, aus denen ersichtlich ist, dass stets in ontogenetisch jungen Stadien der Kammerbildung der Beginn einer Epithelumhüllung auch der Nährkammer gemacht wird, wobei bisweilen Fälle vorkommen, in denen diese Epithelhülle sogar um Ei- und Nährkammer continuirlich verläuft (Fig. 8).

Diese Epithelumhüllung und die mehr oder weniger ausgebildeten Ansätze dazu werden bei den ältern Nährkammern von *Apis* stets wieder zurückgebildet, und nur vereinzelte Epithelkerne sind bisweilen am Rande der Nährkammern zu beobachten.

Die ontogenetisch jungen Stadien bei *Apis* erinnern an das Verhalten bei der Kammerbildung z. B. von *Forficula* und *Musca*, bei denen das phylogenetisch ältere Stadium noch persistirt.

Als phylogenetisch noch älter würden wir dann die Eiröhren aufzufassen haben, bei denen eine Differenzirung von Ei- und Nährzellen noch nicht eingetreten ist, und alle Eier, bezw. Eikammern, dem gemäss von einer continuirlichen Epithelhülle umgeben sind. Die ernährende Thätigkeit des Epithels muss in derartigen Eiröhren naturgemäss viel grösser sein als bei Eiröhren mit Nährzellen, da bei diesen, wie z. B. in extremer Weise bei *Apis*, die Function der Nahrungsübermittlung vom Epithel ganz auf die Nährzellen übergegangen ist, während das Epithel vor allem die Aufgabe der Chorionbildung zu

erfüllen hat. — Gerade bei *Apis* möchte ich dem Epithel jede nennenswerthe ernährende Thätigkeit bei der Eibildung absprechen. So lange das Ei mit den Nährzellen in Verbindung steht und von ihnen stetige Nahrung erhält, zeigen die Epithelkerne weder in Form noch in Lage Veränderungen, die auf einen lebhaften Stoffwechsel hindeuten.

Erst nach der Aufnahme des gesammten Nährkammerinhalts rücken die Kerne gegen das Eiplasma zu an den Innenrand der Zellen; sie zeigen eigenartige Grössen- und Structurveränderungen: die Chorionabscheidung findet statt.

Die starke Epithelkappe, welche besonders bei dem jeweils ersten Ei, in jeder Eiröhre deutlich bemerkbar ist, dürfte wohl in erster Linie als Schutzvorrichtung zu deuten sein, die das werdende Ei umhüllt und mitwächst, bis sie schliesslich, nach Erfüllung ihrer letzten Aufgabe, der Bildung der schützenden Chorionhülle, überflüssig wird und zu Grunde geht.

Die Differenzirung der in Rede stehenden Elemente führt überhaupt bei *Apis* zu einer sehr weit getriebenen, specialisirten Arbeittheilung, bei der die wichtige Aufgabe der Nahrungsassimilation den Nährzellen zufällt; damit wird das sich entwickelnde Ei von dieser Arbeit entlastet und kann sich, gleichsam frei von Nahrungsorgen, mit allen Kräften seiner eignen, innern Entwicklung widmen, sich ganz auf die ihm zufallende Arbeit, Dotterbildung, Reifung, vorbereiten.

Bei dem vorliegenden Object sorgen die Nährzellen bis zum letzt möglichen Augenblick für die Nahrungslieferung an das Ei, um dann plötzlich in die Eizelle entleert zu werden; sie beschliessen mit dem Ende ihrer Existenz ihre Aufgabe dadurch, dass schliesslich ihr ganzer Körper als Nährmaterial im Ei Aufnahme findet (cf. Fig. 15), sowie es nicht mehr nothwendig ist, dass ihre Kerne als einzelne Assimilationscentren thätig sind.

Wenn wir die Anzahl der Nährzellen, die auf ein Ei kommen, bei den verschiedenen Arten, z. B. der Insecten, beobachten, so fällt es auf, dass dabei ganz enorme Unterschiede obwalten. Als zwei Extreme sind *Forficula* mit bloss einer und *Apis* mit ca. 48 Nährzellen pro Ei zu nennen.

Der Grund zu der Einführung der Nährzellen überhaupt und solcher quantitativer Unterschiede scheint mir in den Anforderungen zu liegen, welche an die zu

producirende Eimenge und an das Tempo ihrer Ablage gestellt werden.

Starke Production und rascher Umsatz lassen sich nur durch Heranziehung von Hilfskräften und durch weit gehende Arbeitstheilung bewältigen.

Bei *Apis* werden an die Dauer einer continuirlichen Eiablage und damit an die Raschheit der Eientwicklung sehr grosse Anforderungen gestellt.

LEUCKART giebt die Zahl der Eiröhren auf 180—200 an. Wenn man nun bedenkt, dass eine Bienenkönigin, wie eine v. BERLEPSCH'sche Beobachtung zeigt, zur Zeit der stärksten Tracht 20 Tage lang täglich gegen 3000 Eier legen kann, so müssen — bei 200 Eiröhren — täglich in jeder Eiröhre 15 Eier zur vollen Reife gelangen!

Die Raschheit der Entwicklung muss also eine sehr bedeutende sein, und wir sehen ein, dass es zu diesem Zwecke von Vortheil war, mittels der 48 Nährzellen eine so grosse Anzahl von Centren zur Nahrungsassimilation zu schaffen, denn als solche müssen die Nährzellen nach allen bisherigen Befunden sicher gelten.

Damit nun eine Unterbrechung in der Eiproduction nicht stattzufinden braucht, werden diese Assimilationsapparate so lange als möglich in Betrieb erhalten, veröden nicht langsam, sondern werden erst im letzt möglichen Augenblick, kurz vor der Chorionbildung — mit deren Eintritt das Wachsthum des Eies aufhören muss, da eine grössere Dehnung in dieser chitinösen Hülle nicht mehr möglich ist — in toto in das Ei entleert.

Die mikroskopischen Befunde erlauben, wie ausgeführt wurde, bezüglich der Vorgänge nach der Differenzirung, wie Kammerbildung, Nahrungslieferung, Verbleib der Nährzellen etc., klare Deutungen, während für die Differenzirung selbst und die Vorgänge bei derselben das mikroskopische Bild nur hypothetische Vermuthungen erlaubt, ohne sichere Anhaltspunkte für eine absolut klare und einwandsfreie Deutung zu geben.

Wir sahen, dass die Eizelle wahrscheinlich durch 2 Theilungen aus der Keimzelle (= Ureizelle), die aus dem Keimkern des Endfadens entsteht, ihren Ursprung nimmt, und dass die zu Nährzellen bestimmten Abkömmlinge der Ureizelle aller Voraussicht nach 6 Theilungen durchlaufen müssen, wenn auf jede Eizelle, wie die oben angestellte Rechnung ergab, 48 Nährzellen kommen (cf. Textfigur S. 184). Die Abkömmlinge der Keimkerne, welche zu Epithelzellen werden,

müssen bei der grossen Anzahl, die auf ein Ei kommt, noch häufigere Theilungen eingehen. Rein morphologisch betrachtet, stellt demnach eine Nährzelle gleichsam nur den 48. Theil des Eizellenwerths dar und eine Epithelzelle einen noch geringern Bruchtheil.

Die Trennung der äusserlich gleich erscheinenden Elemente des Endfadens in solche, welche den Epithelzellen den Ursprung geben, und in Keimkerne, aus denen Ei- und Nährzellen werden, geht bei *Apis*, wie bei den von KORSCHULT beobachteten Insecten bereits im Endfaden vor sich, kann also als die **erste** Differenzirung bezeichnet werden. Aeussere Anzeichen für die dabei stattfindenden innern Vorgänge und den Beginn ihrer Auslösung haben sich bisher mikroskopisch nicht nachweisen lassen.

Dass diese Trennung der Zellelemente, welche den Gabelpunkt zweier verschiedener Entwicklungswege darstellt, stets vor der Differenzirung von Ei- und Nährzellen (nach KORSCHULT's und meinen Befunden) stattfindet, deutet darauf hin, dass die Spaltung in Epithel- und Keimzellen eine alte, lang bestehende ist, während die **zweite** Differenzirung in Ei- und Nährzellen stets später erfolgt, jedoch, wie KORSCHULT bei den verschiedenen Insecten beobachtete, auf verschiedene Weise und an wechselnden Stellen der Eiröhre.

Dieses Verhalten, das Labile des Ortes und des Modus der Entstehung, spricht dafür, dass die Nährzellbildung, wie schon erwähnt wurde, eine secundäre Erscheinung ist, die bei den verschiedenen Insecten selbständig auftrat, zu verschiedenen Zeitpunkten ihren Ursprung nahm, und wir können uns vorstellen, dass die Entstehung um so weiter gegen den Ursprung der Eiröhre, dem Endfaden zu, verlegt ist, je länger die Einrichtung der Differenzirung besteht.

Wenn wir die Gründe zu erkennen suchen, die eine Zelle dazu bringen, die Entwicklungsbahn zur Epithel-, Nähr- oder Eizelle zu durchlaufen, so müssen wir sagen, dass die **Localisation** der Zellelemente als äusseres bestimmendes Moment nicht ausschlaggebend sein kann, da wir z. B. Eizellen in der Differenzirungszone sowohl am Rande als in der Mitte, kurz an jedem möglichen Orte der Eiröhre entstehen, bezw. Anfangs liegen sehen. Ueber eine Localisation der die zukünftigen Epithelzellen bildenden Keime zur Zeit, in der dieselben ihren selbständigen Weg einschlagen, lässt sich nichts sagen, da äusserliche Unterschiede zwischen ihnen und den

Keimkernen nicht sichtbar sind. Günstigere Ernährungsbedingungen beim ersten Wachsthum lassen sich — eben wegen des Wechsels der Lage — auch nicht für die Entstehung der Eizellen als ausschlaggebenden Factor anführen. — Es bleibt nichts übrig, als den Grund in innern Ursachen zu suchen, und zwar bleibt — sofern wir den Kern als ausschlaggebend für die Specificität und Entwicklung der Zelle annehmen — die Erklärung WEISMANN's, diese Differenzirungsvorgänge als Resultate erbungleicher Theilungen anzusehen, die befriedigendste, die uns zu Gebote steht (cf. auch die Theilungen der vegetativen und generativen Zellen im Pollenschlauch der Pflanzen).

Wir würden demnach bei den Insecten mehrere erbungleiche Theilungen annehmen müssen, die erste im Endfaden bei der Abspaltung der zu Epithel werdenden Kerne von den Keimkernen, eine zweite bei der Differenzirung von Nähr- und Eizellen; Theilungen, bei denen wir stets eine Trennung vegetativer Elemente von generativen annehmen müssen, wobei die rein vegetativen Abkömmlinge sich sofort in weitem Maasse weiter zu theilen im Stande sind, während diese Fähigkeit in den generativen Elementen, den Eiern, latent bleibt und erst in vollem Maasse bei der Furchung zu Tage tritt, nachdem mit den Reifungstheilungen der Anfang gemacht worden ist.

Freiburg i./B., Zoologisches Institut.

Literaturverzeichniss.

- AYERS, H., On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite, *Teleas*, in: *Mem. Boston. Soc. nat. Hist.*, 1884, V. 3.
- BESSELS, Studium über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 17, 1887.
- BRANDT, ALEX., Ueber Eiröhren der *Blatta* (*Periplaneta*) *orientalis*, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg*, (sér. 7) V. 21.
- , Das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergl.-morph. Versuch unter Zugrundelegung der Insecteneier, Leipzig 1878.
- CLAUS, C., Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 14, 1864.
- GILSON, G., Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes, in: *Cellule*, V. 1, 2, 4, 1884—1887.
- HÄCKER, V., Ueber die Reifungsvorgänge bei *Cyclops*, in: *Zool. Anz.*, 1890.
- , Die Eibildung bei *Cyclops* u. *Canthocamptus*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 5, Anat., 1892.
- , Ueber generative und embryonale Mitosen etc., in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 43, 1894.
- , Die Vorstadien der Eireifung, *ibid.* V. 45, 1898.
- , Die Keimbahn von *Cyclops*, *ibid.* V. 49, 1897.
- , Ueber weitere Uebereinstimmung zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere u. Pflanzen, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 17, 1897.
- HENKING, H., Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 45, 1887.
- KORSCHULT, E., Ueber die Bedeutung der verschiedenen Zellelemente der Insectenovarien, *ibid.* V. 43, 1886.
- , Ueber die Bildung des Chorions und der Micropylen bei den Insecteneiern, in: *Zool. Anz.*, 1884, No. 176.
- , Die Bildung der Eihüllen etc., in: *Nov. Act. Acad. Leop.-Carol.*, V. 51, 1887.
- , Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 45, 1887.

- LEUCKART, R., Zeugung, in: WAGNER, Handwörterbuch der Physiologie, V. 4, 1853.
- LUBBOCK, J., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 149, 1859.
- METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 16, 1874.
- LUDWIG, Die Eibildung im Thierreiche, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 1, 1866.
- MOORE, J. E. S., On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: Quart. Journ. micr. Sc., (N. S.) V. 38, 1895.
- MÜLLER, JOH., Ueber die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespensterheuschrecken etc., in: Nov. Act. Acad. Leop.-Carol., V. 12, 1825.
- PETER, KARL, Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden, in: Arch. mikr. Anat., V. 53, 1898.
- RÜCKERT, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.
- STEIN, F., Vergl. Anat. u. Physiol. d. Insecten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, Berlin 1874.
- STUHLMANN, F., Die Reifung des Arthropodeneies. Nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen, Myriapsoden und Peripatus, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i./B., V. 1, 1886.
- TELLEYESNICZKY, K., Ueber den Bau des Eidechsenhodens, in: Math.-naturw. Ber. Ungarn, V. 13, 1897.
- TICHOMIROFF, Die Entwicklungsgeschichte der Seidenspinner (*Bombyx mori*) im Ei, in: Arb. Labor. Zool. Moskau, V. 1, 1882.
- VOM RATH, O., Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamanca maculata*, II, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1894.
- WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane, Leipzig 1870.
- WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*, in: Z. wiss. Zool., V. 14, 1864.
- , Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*, *ibid.* V. 12, 1866.
- , Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Leipzig 1876—79, auch: *ibid.* V. 24, 27 u. 28.
- , Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, Jena 1885.
- , Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892.
- V. WIELOWIEJSKI, Vorläufige Bemerkungen über die Eizelle, in: Biol. Ctrbl., V. 4, 1884.
- , Zur Kenntniss der Eibildung bei der Feuerwanze, in: Zool. Anz., No. 188, 1885.
- , Zur Morphologie des Insectenovariums, *ibid.* 1886, No. 217.
- WILL, LUDW., Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 6, 1882.

- WILL, LUDW., Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten, in: Zool. Anz., 1884, No. 167, 168.
- , Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885.
- WITLACZIL, Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1884.
- , Die Anatomie der Psylliden, *ibid.* V. 42, 1885.
- WOLTERECK, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, *ibid.* V. 64, 1898.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12, 12a, 13 u. 13a.

Taf. 12, Fig. 6b; Taf. 12a, Fig. 7; Taf. 13, Fig. 15; Taf. 13a, Figg. 16 u. 17 sind bei Compensations-Ocular 4 und Apochromat 16,0 mm (ZEISS) gezeichnet; die übrigen Figuren bei Comp.-Ocular 4 und Apochromat 2,0 mm (hom. Immers.) [ABBE's Zeichenapparat], mit Ausnahme von Fig. 18 auf Taf. 13a, stellen sämtliche Figuren Längsschnitte durch Eiröhren von *Apis mellifica* ♀ dar.

Alle Figuren sind gleich orientirt, d. h. links = analwärts; rechts = thoracalwärts.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>E</i> eosinophile Kügelchen.	<i>Epzf</i> Epithelzellfortsatz.
<i>Efs</i> Eifortsatz.	<i>Gstr</i> Gewebestrang.
Eikammer.	<i>Kbl</i> Keimbläschen.
<i>Eiz</i> Eizelle.	<i>Kk</i> Keimkern.
<i>Eiz.1</i> älteste, am weitesten analwärts vorgerückte Eizelle.	<i>Kz</i> Keimzelle = Ureizelle
<i>Endf</i> Endfaden.	Nährkammer.
<i>Ep</i> Epithel.	<i>Nz</i> Nährzelle.
<i>Epk</i> Epithelkern.	<i>Nzk</i> Nährzellkern.
<i>Epz</i> Epithelzelle.	<i>Syn</i> Synapsiszone.
	<i>T.pr</i> Tunica propria.

Tafel 12.

Fig. 1. Endfaden, knäuelartig aufgewickelt. Entwicklung der Keimkerne (*Kk*) zu Keimzellen (*Kz*).

Anm.: Bei dem senkrechten Strich ist das Bild aus 2 Serienschnitten combinirt.

Fig. 2. Synapsiszone (*Syn*) und Differenzirungszone. Nach der *Syn* erstes Auftreten deutlicher Eizellen (*Eiz*).


Fig. 3. Vermehrtes Auftreten der randständigen Epithelzellkerne (*Epk*). Reihenweise Anordnung der Nährzellen in convergirenden protoplasmatischen Zügen : Beginn der Kammerbildung; Auftreten von Epithelzellen (*Epz*); Bildung von Epithelplatten vor den quer gelagerten Eizellen.

Fig. 4. Bildung von Epithelkappen vor den Eizellen (Fig. 4, 5 u. 6 Beginn der Einschnürung der Eiröhre vor den Eizellen).

Fig. 5. Fortschreitende Umwachsung der *Eiz* durch die Epithelkappen.

Fig. 6a u. b. Die keilförmige, vorderste Eizelle (*Eiz.1*) ist von Anfang an in die Längsrichtung der Eiröhre eingestellt: ihre Epithelkappe geht analwärts in einen Gewebestrang (*Gstr*) über; *Eiz. 2, 3* etc. sind quer gelagert.

Tafel 12a.

Fig. 7. *Eiz.1* mit Epithelkappe und Gewebestrang, welcher analwärts in peritoneales Gewebe übergeht.

Fig. 8. Eizelle und Nährzellen von gemeinsamer continuirlicher Epithelhülle umgeben (Ausnahme).

Fig. 9. Beginn der Einschnürung zwischen Eikammer und Nährkammer.

Fig. 10. Weiter vorgerückte Abkammerung, Fortsatzbildung (*Efs*) der Eizelle beginnt; Uebergang der Nährzellen zu ihrer secretorischen Thätigkeit.

Fig. 11. Abkammerung und Fortsatzbildung (*Efs*) der Eizelle weiter fortgeschritten; die Nährzellkerne (*Nzk*) zeigen beginnende Fortsätze.

Tafel 13.

Fig. 12. Vollständige Abkammerung der Eizelle. Körnchenzone im Eifortsatz (*Efs*), gelappte (= secernirende) Nährzellkerne (*Nzk*).

Fig. 13. Keimbläschen (*Kbl*) an den Eifortsatz (*Efs*) gerückt; die Nährzellkerne sind stark gelappt.

Fig. 14. Beginnende Auflösung der Nährzellen (Contourenschwund) in der Nähe des Eifortsatzes (*Efs*). Auftreten eosinophiler Kugeln (*E*) in der Eizelle. Beginn der Chorionausscheidung.

Fig. 15. Nährkammerinhalt zum Theil in die Eizelle entleert; die gelappten Nährzellkerne (*Nzk*) liegen in der Eizelle. Ein Rest der *Nz* ist noch in der Nährkammer. *EpK* Epithelkerne, welche voraussichtlich nach vollständiger Nährkammerentleerung zum Verschluss der Eifortsatzöffnung bzw. Mikropylbildung Verwendung finden. Beginn der Chorionausscheidung.

Tafel 13a.

Fig. 16. Nährkammerrest zwischen zwei Kammern.

(Anm.: Inhalt der Eikammer ist nicht ausgeführt.)

Fig. 17. Nährkammerrest noch stärker reducirt.

Fig. 18. Querschnitt durch eine Eizelle. Beginn der Chorionausscheidung durch die gegen die Eiwandung gerückten Epithelkerne (*Epzk*); zahlreiche eosinophile Kügelchen in der *Eiz*.

Fig. 19. Chorionbildung. Die Epithelzellen senden Fortsätze aus (*Epzf*), ihre an einander stossenden Zellgrenzen schwinden.

Fig. 20a—c. Degeneration des Epithels bei der letzten Streckung des Eies nach vollendeter Chorionbildung.

Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von *Aulacantha scolymantha* H.¹⁾.

I. Theil.

Von

Dr. A. Borgert,

Privatdocent der Zoologie an der Universität Bonn.

Hierzu Tafel 14—18 und 33 Textfiguren.

Einleitung.

Schon bevor ich die Bearbeitung der vom „National“ erbeuteten Tripyleen übernahm, war es mein Plan, die Fortpflanzungserscheinungen bei diesen interessanten Radiolarienformen einmal genauer zu untersuchen. Da bis dahin über diese Verhältnisse so gut wie nichts Näheres bekannt war, während bei andern Protozoen mittels der vollkommenern modernen Methoden und Instrumente gerade bezüglich der Fortpflanzungsvorgänge eine ganze Reihe interessantester Thatsachen festgestellt werden konnte, so erschienen mir die beabsichtigten Untersuchungen, bei denen es sich um das Verhalten von Kernen von so bedeutender Grösse handeln sollte, wie gerade unter den Tripyleen so viele sie besitzen, ganz besonders reizvoll. Die Beschäftigung mit der reichen Ausbeute an diesen Radiolarienarten, welche die Plankton-Expedition von ihrer Forschungsfahrt im Atlantischen Ocean heimbrachte, erregte natürlich mein Interesse an dem Gegenstande noch mehr. Da jedoch das mir zu Gebote stehende Alkoholmaterial für die Untersuchungen nicht genügte, so beschloss ich, nach Neapel zu gehen, wo ich nach den Erfahrungen Anderer hoffen durfte, geeignete grössere Formen in ausreichender Menge zu erhalten.

1) Eine vorläufige Mittheilung über die wesentlichsten Resultate dieser Untersuchungen wurde im Zoologischen Anzeiger gegeben (96a). Ein anderer kurzer Bericht erschien in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (96b), auf deren 6. Jahresversammlung in Bonn eine Anzahl den Gegenstand betreffender Präparate vorgelegt wurde.

Mit gütiger Unterstützung der Königl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, der ich für ihre Munificenz an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank mir auszusprechen erlaube, nahm ich im Frühjahr 1894 einen mehrmonatlichen Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel, doch war in dieser Zeit das Plankton so arm an Phäodarien, dass an eine Lösung der Frage nicht zu denken war. Aehnlich erging es mir bei meinem Besuch der Station im folgenden Jahre. Als ich dann aber im Januar 1896 wieder mit den gleichen Absichten nach Neapel ging, hatte ich die Freude, schon wenige Tage nach meinem Eintreffen geeignetes Untersuchungsmaterial in reichlicher Menge zu erhalten. Es handelte sich dabei vor allen Dingen um *Aulacantha scolymantha* HAECKEL.

Die genannte Art wurde, besonders im März und April, an manchen Tagen in geradezu erstaunlicher Menge, erbeutet. Im Mai fand sie sich vielleicht nicht mehr ganz so massenhaft, doch war sie immerhin noch sehr zahlreich in den Fängen vertreten. Auch später muss diese Form noch recht häufig gewesen sein. Ich schliesse dies aus der nicht unbeträchtlichen Zahl von conservirten Exemplaren, die Herr Dr. Lo BIANCO nach meiner Abreise von Neapel mir zu übersenden die Liebenswürdigkeit hatte. — An *Aulacantha* habe ich in erster Linie meine Untersuchungen angestellt.

Bemerkenswerth ist übrigens die Thatsache, dass während der ersten Zeit ihres Auftretens die Aulacanthcn zahlreich an der Meeresoberfläche vorkamen, später aber sich gänzlich von derselben zurückzogen und nur in etwas tiefern Wasserschichten noch gefangen wurden.

Zu derselben Zeit, während der ich in Neapel durch Mangel an Phäodarien-Material mich zur Vornahme anderer Untersuchungen veranlasst sah, erhielt KARAWAIEW in Villafranca genügende Mengen von *Aulacantha*, um ein paar interessante Beobachtungen bei dieser Form machen zu können.

Was vorher über den Bau und die Fortpflanzung der Tripyleen bekannt geworden war, beschränkt sich auf dasjenige, was HAECKEL (62, 87, 88) und RICHARD HERTWIG (79) berichtet hatten. Nach den übereinstimmenden Angaben der genannten beiden Autoren besitzt der Kern dieser Radiolarien eine dünne Membran, die eine feinkörnige Grundmasse mit einer wechselnden Menge in dieselbe eingebetteter Nucleolen umschliesst. Die Gestalt und Grösse der Nucleolen wird als verschieden bezeichnet. In einzelnen Fällen sollen die Nucleolen Fortsätze an ihrer Oberfläche gezeigt haben, deren Vorhandensein durch

die Annahme amöboider Bewegungen derselben erklärt wird. Weiter wird angegeben, dass gelegentlich der ganze Kern von einem zarten Maschenwerk durchzogen gefunden wurde, in dessen Knotenpunkten die Nucleolen lagen. Beiden Forschern sind ferner wiederholt Exemplare mit 2 Kernen oder 2 mehr oder minder vollständig getrennten Centralkapseln begegnet, die von ihnen als Theilungsstadien gedeutet werden. Endlich nimmt sowohl HERTWIG als auch HAECKEL an, dass die Fortpflanzung bei den Phäodarien nicht nur durch Zweitheilung, sondern auch durch Schwärmerbildung erfolge, und zwar vermuthet HAECKEL, dass bei dem letztern Vorgang die Nucleoli des Phäodarienkerns unmittelbar zu den Kernen der Schwärmer oder aber zu den Mutterkernen derselben werden.

Während R. HERTWIG und HAECKEL sich auf die Untersuchung in toto beschränkt hatten, studirte KARAWAIEW die Kernverhältnisse genauer an Schnittpräparaten. Ihm gelang es zuerst, eine vollkommen zutreffende Schilderung von dem Bau des Kerns bei *Aulacantha* zu geben, sowie ferner das Vorkommen der mitotischen Kerntheilung für diese Form festzustellen. Allerdings waren es nur ein paar Stadien der letztern, deren Auffindung ihm glückte.

Nach KARAWAIEW (95, 96) ist im ruhenden Kern von *Aulacantha* das Chromatin in Form eines grob spongiösen Gerüstwerks durch den Kernraum vertheilt. Die vorbereitenden Schritte zu der mitotischen Theilung bestehen darin, dass das Chromatingerüst immer feiner wird und dasselbe allmählich, und zwar zunächst an der Peripherie des Kerns, in Fadenstructur übergeht. In einem etwas spätern Zustand lässt das gesammte Chromatin des Kerns diese Anordnung erkennen. Die im weitem Verlauf der Vorgänge sich vollziehende Längsspaltung des Chromatinfadens wurde gleichfalls bereits von KARAWAIEW beobachtet. Auch bemerkte er schon die zu dieser Zeit im Endoplasma auftretenden eigenthümlichen bläschenartigen Bildungen. Im Uebrigen fand der genannte Forscher nur noch Gelegenheit, das Stadium der Tochterplatten zu untersuchen, doch kamen ihm, ebenso wie R. HERTWIG und HAECKEL, ausserdem auch Exemplare mit 2 vollständig ausgebildeten Kernen in derselben Centralkapsel¹⁾, ferner Individuen mit in Theilung begriffener Centralkapsel, sowie endlich solche mit 2 oder mehr (bis 4) getrennten Centralkapseln zu Gesicht.

1) KARAWAIEW betrachtet diesen Entwicklungszustand als späteres Stadium der mitotischen Kerntheilung. Wie wir sehen werden, ist diese Deutung jedoch eine irrthümliche.

Technisches.

Ehe ich auf die Resultate meiner eigenen Untersuchungen eingehe, möchte ich einige Bemerkungen über das bei denselben eingesetzte Verfahren und die Behandlung des Materials machen.

Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die Beobachtung lebender Aulacanthen schon wegen der Undurchsichtigkeit der Centralkapsel nicht zum Ziele führen würde, wandte ich mich fast ausschliesslich der Untersuchung conservirter Exemplare zu ¹⁾.

Die Conservirung des Materials geschah meistens auf See, unmittelbar nach dem Aufholen des Netzes, zuweilen auch am Land, gleich nach Rückkehr vom Fang ²⁾. Da ein Herausfischen der einzelnen Exemplare sehr umständlich und zeitraubend, auch wegen der unvermeidlichen starken Verdünnung der Fixierungsflüssigkeit durch das hinzukommende Seewasser nicht rationell gewesen wäre, so verfuhr ich in der Weise, dass ich den ganzen Inhalt des am untern Netze angebrachten Glasgefässes durch ein Stück Müllergaze filtrirte und die gesammten, auf dem Filter zurückbleibenden Organismen in die Fixierungsflüssigkeit übertrug. Zur Aufnahme der letztern wählt man am zweckmässigsten Gefässe von nicht zu engem Durchmesser, da sich in diesen die Planktonmassen schneller und gründlicher vertheilen lassen.

1) Nicht unerwähnt lassen will ich, dass ich mit einer Anzahl von Individuen den Versuch anstellte, ob dieselben sich in der Gefangenschaft weiter entwickeln würden. Als ich jedoch nach einer Woche sah, dass die Thiere zwar noch am Leben waren, eine Weiterentwicklung aber nicht stattgefunden hatte, ja im Gegentheil sich eine merkbare Grössenabnahme feststellen liess, wurde von weitem derartigen Experimenten Abstand genommen. Eine genauere Untersuchung der betreffenden Thiere zeigte, dass auch die intracapsularen Theile — hauptsächlich wohl in Folge Nahrungsmangels — degenerative Veränderungen erlitten hatten. Die Vacuolen im Endoplasma hatten bedeutend zugenommen, oder, was dasselbe sagt, die Protoplasamasse hatte sich stark vermindert, so dass sie zwischen den Vacuolen nur noch feine Wände bildete. — Wie ich sehe, hat auch HERTWIG (79) schon vergeblich versucht, in Theilung begriffene Aulacanthen weiter zu züchten.

2) Durch vorheriges Absterben veränderte Exemplare scheinen sich unter dem Material KARAWAIEW's befunden zu haben. Ich möchte z. B. annehmen, dass der von dem genannten Forscher (95, p. 295) beschriebene Kern, „in welchem das Chromatin so gleichmässig vertheilt war, dass er nur ein schwach wolkiges Aussehen hatte“, und der sich daher fast gar nicht färbte, von einem solchen vor der Fixirung in Zerfall gerathenen Thier herstammte.

Um ein geeignetes Fixierungsmittel aufzufinden, wurden Versuche mit verschiedenen Flüssigkeiten gemacht. Am wenigsten brauchbar erwiesen sich von diesen Pikrinschwefelsäure und Gemische von Sublimatlösung und Osmiumsäure. Bessere Resultate lieferte die von KARAWAIEW empfohlene Mischung von starker FLEMMING'scher Flüssigkeit und Eisessig, sowie die VOM RATH'sche Pikrinosmium-Platinchloridessigsäure. Im erstern Fall wurde die gegebene Vorschrift befolgt, d. h. die Aulacanthen wurden zunächst 1 Tag in der erwähnten Flüssigkeit belassen und darauf noch ebenso lange oder länger mit reiner Chromosmiumessigsäure nachbehandelt. Bei Anwendung des VOM RATH'schen Gemisches wurde in verschiedener Weise verfahren, indem die Thiere entweder aus der Fixierungsflüssigkeit direct in 70 proc. Alkohol überführt oder erst in Wasser ausgewaschen wurden. Die Einwirkungsdauer der Fixierungsflüssigkeit schwankte zwischen 10 und 30 Minuten; nachher wurden die Objecte bisweilen noch auf etwa ebenso lange in zu gleichen Theilen mit Wasser verdünnte VOM RATH'sche Flüssigkeit gebracht. Die Resultate zeigten keine merkliche Verschiedenheit, nur dürfte es sich empfehlen, von dem nachträglichen Auswaschen in Wasser Abstand zu nehmen, einerseits, da dies überflüssig ist, andererseits, weil ich bei dieser Behandlungsweise wiederholt grössere Schrumpfungen bemerkte.

So brauchbar sich auch die genannten beiden Flüssigkeiten im Allgemeinen sowohl hinsichtlich der Fixirung des Kerns wie des intracapsularen Protoplasmas zeigten, erwiesen sie sich doch für gewisse Zustände nicht als die geeigneten Mittel. Es traten einerseits nicht selten starke Schrumpfungen der äussern Form, in andern Fällen Verklebungen der chromatischen Substanz ein.

Diese Mängel veranlassten mich, später gänzlich von der Anwendung der FLEMMING'schen und VOM RATH'schen Flüssigkeit Abstand zu nehmen. Sehr gute Dienste hat mir dagegen ein Gemisch von concentrirter Sublimatlösung und Eisessig im Verhältniss 10:2 bis 3 geleistet. Bei Anwendung dieser Mischung behielten die Centrakapseln vollständig ihre pralle Form¹⁾, und, was viel wichtiger ist, die Kernbestandtheile wurden durch dieselbe in vorzüglicher Weise fixirt.

Aber es gab für mich ausser den schon erwähnten Gründen noch eine weitere Veranlassung, die Anfangs angewandten Fixierungsmittel

1) Es trat nie eine Schrumpfung und Abhebung der Centrakapselmembran vom Endoplasma ein, wie KARAWAIEW sie nach Einwirkung von Sublimat-Essigsäure beobachtet haben will.

durch ein anderes zu ersetzen. Diese bestand darin, dass die Aulacanthen nicht nur für die Zerlegung in Schnitte vorzubereiten waren, sondern dass jedes Individuum gleichfalls für die Untersuchung in toto geeignet sein musste. Auch in dieser Beziehung verdiente die erwähnte Mischung von Sublimat und Eisessig vor den osmiumhaltigen Flüssigkeiten mit ihrer schwärzenden Wirkung den Vorzug¹⁾.

Sehr bald zeigte es sich nämlich, dass die meisten Theilungsstadien viel zu wenig zahlreich vorhanden waren, als dass es rationell gewesen wäre, die conservirten Exemplare ohne Auswahl zu schneiden; weiter kommt noch hinzu, dass ohne vorausgegangene Orientirung des Objects es nur vom Zufall abhängig ist, ob aus den erhaltenen Schnitten genauerer Aufschluss über die Structurverhältnisse des Kerns zu erlangen ist oder nicht.

Das Verfahren, welches ich unter diesen Umständen einschlug, war folgendes: Die in grosser Zahl aus den Fängen ausgesuchten Aulacanthen wurden in stark verdünntem Salzsäurekarmin, in welchem dieselben ca. 48 Stunden verblieben, gefärbt und aus absolutem Alkohol in kleinern Quantitäten zur Aufhellung allmählich in Nelkenöl übergeführt. Unter dem Mikroskop wurde eine Sichtung des Materials vorgenommen, wobei die für die weitere Untersuchung bestimmten Exemplare isolirt wurden. Bei den letztern wurde die Centralkapsel mittels feiner Nadeln herauspräparirt und entweder als Ganzes in Canadabalsam eingeschlossen oder für das Mikrotom vorbereitet. Das Isoliren der Centralkapsel ist in beiden Fällen anzurathen, weil sich die hohlen Nadeln des Skelets sehr oft mit Gasdämpfen anfüllen und dadurch die Untersuchung der im Innern gelegenen Theile sowie auch die Orientirung der zu schneidenden Exemplare sehr erschwert oder gar unmöglich gemacht werden kann. Für das Mikrotommesser bilden übrigens die dünnwandigen Röhren des Skelets kein Hinderniss.

Die Einbettung der Centralkapseln in Paraffin geschah im Uhrschälchen, und zwar in derselben Weise, wie ich dies bei einer frühern

1) Allerdings bleibt die Leistung des in Rede stehenden Fixierungsmittels, was die Erhaltung der intracapsularen Protoplasmamassen betrifft, entschieden hinter derjenigen der FLEMMING'schen sowie vor allem der VOM RATH'schen Flüssigkeit zurück, von denen letztere beispielsweise auch die Structur der Hauptöffnung in einer Vollkommenheit wie keine der andern Mischungen conservirte. Bei Benutzung des Sublimat-Eisessiggemisches erhält das Endoplasma ein bedeutend lockerres Aussehen; es scheint ziemlich viel Substanz gelöst und ausgezogen zu werden.

Gelegenheit (97, p. 144) etwas ausführlicher beschrieben habe. Die Orientirung erfolgt dabei unter dem Mikroskop, indem durch Bewegen des Schälchens dem Object die gewünschte Lage gegeben wird. Durch Niederlassen des Glases auf den Objecttisch wird die untere Paraffinschicht zum Erstarren gebracht und die Centralkapsel in ihrer Lage fixirt. Dass zur Ermöglichung der Orientirung für jede Centralkapsel ein besonderes Uhrschälchen erforderlich ist, brauche ich wohl kaum zu erwähnen. Um zunächst wenigstens ungefähr die Schnittrichtung festzulegen, wurde auf der gelinde erhärteten Oberfläche des Paraffins eine Marke angebracht. Eine genauere Anzeichnung der Richtung geschah nach dem Loslösen der Einbettungsmasse aus dem Schälchen an der untern Fläche derselben.

Die Schnitte, deren Dicke in den meisten Fällen $5\ \mu$ betrug, wurden mit destillirtem Wasser „aufgeklebt“ und in verschiedener Weise gefärbt. Nach Anwendung von FLEMMING'scher und VOM RATH'scher Flüssigkeit, bei denen keine Färbung vor dem Einbetten stattgefunden hatte, lieferten mir KLEINENBERG's Hämatoxylin und MAYER's Parakarmin recht schöne Resultate. Bei den mit Sublimat-Eisessig fixirten Exemplaren wurde fast ausschliesslich, und zwar mit ausgezeichnetem Erfolg, die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung angewandt. Hierbei wurde, ebenso wie bei Hämatoxylintinction, in den meisten Fällen mit Eosin nachgefärbt. Auch mit Parakarmin und Indigkarmin wurden hübsche Doppelfärbungen erzielt, es schien mir jedoch, als ob das Parakarmin im Allgemeinen mit weniger Vortheil als die andern Farbstoffe benutzt wurde. Wo das Chromatin Fadenstructur besass, machten die Fäden stets einen dickern, etwas verquollenen Eindruck. Aus diesem Grunde traten auch beginnende Längsspaltungen nur sehr schwach hervor. Vielleicht ist übrigens zum Theil auch der leuchtend rothe Farbenton und der geringere Contrast gegenüber den hell erscheinenden Spalten an den erwähnten Erscheinungen schuld. Durch wunderbare Klarheit und Schärfe zeichneten sich dagegen die durch Eisenhämatoxylin erhaltenen Tinctionen aus. Dabei muss ich noch bemerken, dass die Vorfärbung mit Salzsäurekarmin — und ebenso Boraxkarmin, das ausnahmsweise für diesen Zweck einige Male zur Anwendung gelangte — den guten Ausfall der Eisenhämatoxylinfärbung in keiner Weise beeinträchtigte¹⁾.

1) Die Mischung von Salzsäurekarmin und Eisenoxydammoniak-Lösung besitzt einen ähnlichen schwarzen Farbenton, wie ihn das Eisenhämatoxylin aufweist.

Im Anschluss an das Vorstehende mögen hier noch ein paar Bemerkungen allgemeinerer Natur, sowie einige kurze Angaben über den Bau des Tripyleenweichkörpers, soweit solche zum Verständniss der weitem Ausführungen erwünscht sein dürften, ihren Platz finden.

Wie ich schon erwähnte, waren die meisten Theilungszustände verhältnissmässig selten, und wenn KARAWAIEW nur „zwei Stadien der Kernsegmentirung“ bei *Aulacantha* beobachten konnte, obgleich „einige Hunderte von Exemplaren“ für die Untersuchungen verwendet wurden, so liegt dies eben daran, dass die Zahl der Individuen noch viel zu gering war. Ich selbst habe über 20 Tausend Thiere auf Theilungszustände durchgesehen und hatte doch in Bezug auf einzelne Stadien noch eine äusserst geringe Ausbeute zu verzeichnen, andere habe ich dagegen in grösserer Menge erhalten. Allerdings mag auch, namentlich im Anfang, als der Blick für die verschiedenen Entwicklungszustände noch weniger geschärft war, manches Theilungsstadium der Beobachtung entgangen sein.

Dass manche Zustände von längerer Dauer sind und daher häufiger anzutreffen sein würden als andere schnell vorübergehende, war von vorn herein zu erwarten. Es zeigte sich ausserdem jedoch noch, dass auch zu verschiedenen Zeiten Unterschiede in Bezug auf die Häufigkeit bestanden. So fand ich gewisse Zustände ganz im Anfang meiner Untersuchungen, die später vollkommen fehlten, während mir andere wieder in der vorgerücktern Zeit reichlicher zu Gesicht kamen als zu Beginn des Jahres. Bei noch andern scheint es sich um an und für sich schon sehr seltene Vorgänge zu handeln, denn sie waren so spärlich vorhanden, dass einzelne Entwicklungsphasen überhaupt nur in 1 oder 2 Exemplaren aufgefunden wurden.

Es lag die Annahme nahe, dass möglicher Weise auch die Tageszeit von Einfluss auf die Häufigkeit der einzelnen Fortpflanzungsstadien sei, wie dies für andere Protozoenformen, so für *Ceratium*, *Euglena*, *Trichosphaerium* etc. festgestellt werden konnte. Obgleich ich für meine Untersuchungen zu verschiedenen Zeiten des Tages Material conservirt hatte, ohne bei der Durchsicht desselben in dieser Richtung einen Unterschied bemerken zu können, so schien mir immerhin der Versuch erwünscht, ob die betreffenden Zustände nicht vielleicht zu noch früherer oder auch späterer Stunde in grösserer Zahl erhalten werden könnten. Die Ausführung dieses Versuchs wurde mir durch die Leitung der Neapler Station mit grösster Bereitwilligkeit ermöglicht, doch hatte derselbe nicht den gehofften Erfolg, da weder in den kurz nach Tagesanbruch noch auch in den Abends nach Eintritt

der Dunkelheit gemachten Fängen ein reichlicheres Vorhandensein der gewünschten Stadien zu constatiren war.

Bezüglich der Bauverhältnisse des Tripyleenkörpers sei hier zur Orientirung nur Folgendes bemerkt.

Die Centralkapsel der tripyleen Radiolarien (Fig. A) ist meist von ellipsoidischer oder, wie z. B. bei *Aulacantha*, von annähernd kugeligem Gestalt¹⁾. An dem einen, dem oralen, Pole derselben befindet sich die Hauptöffnung oder Astropyle, deren Mündung in der Mitte eines uhrglas- oder brustwarzenförmigen Deckels, des Oeffnungshofs oder Operculums, gelegen ist. Diese Seite der Centralkapsel ist ferner noch durch das zum Extracapsularium gehörende Phäodium ausgezeichnet, das als braungrün gefärbte, aus Körnchen und Klumpen verschiedener Grösse zusammengesetzte Masse eine mehr oder minder umfangreiche kappenartige Bedeckung der Hauptöffnung und ihrer Umgebung bildet. Ausser der Astropyle sind noch 2 kleinere und complicirter gebaute Oeffnungen, die Nebenöffnungen oder Parapylen, vorhanden (Fig. B). Diese gehören der aboralen Hälfte der Centralkapsel an und finden sich in einiger Entfernung jederseits des aboralen Poles. Sie bestehen aus dem Bulbus, der an seiner Aussenseite den Oeffnungskegel trägt, und dem diesen umgebenden Oeffnungshals. Die Mündung der Parapyle befindet sich an der Spitze des Oeffnungskegels. Die die beiden Pole der Centralkapsel mit einander verbindende Axe bezeichne ich nach HAECKEL's Vor-

Fig. A.

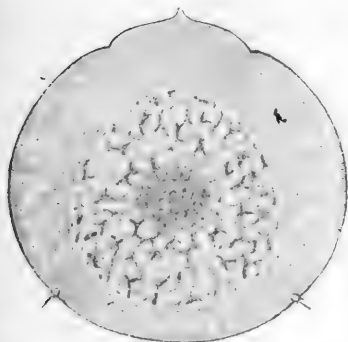


Fig. B.

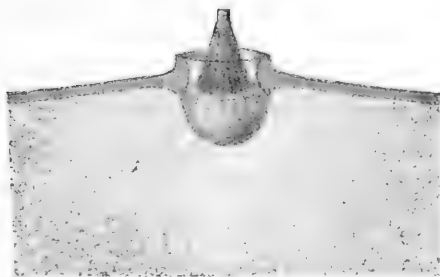


Fig. A. Medianer Frontalschnitt durch eine Tripyleencentralkapsel. Ruhender Kern (etwas schematisch).

Fig. B. Nebenöffnung von *Aulacantha*, stärker vergrößert.

1) Die länglich runde Form einzelner der auf den Tafeln abgebildeten Schnitte ist auf die Druckwirkung des Mikrotommessers zurückzuführen.

gang als Hauptaxe, die Ebene, in der die 3 Oeffnungen liegen, als Frontalebene.

Die äussere Umhüllung der Centralkapsel wird von einer kräftigen Membran gebildet, die aus zwei Schichten, einer derbern Ectocapsa und einer feinern Endocapsa, besteht. Bei dem lebenden Thier erscheinen diese beiden Schichten nicht getrennt, da sie fest auf einander liegen. In der Umgebung der Hauptöffnung zeigt die Kapselmembran einen schwach verdickten Rand, während die Membran des Oeffnungsdeckels selbst eine etwas geringere Dicke besitzt.

Das von der Centralkapselmembran umschlossene Endoplasma lässt bei starker Vergrösserung eine alveoläre Structur erkennen, ausserdem ist es von einer Menge grösserer und kleinerer Vacuolen durchsetzt, die jedoch in der Nähe der Hauptöffnung, ebenso wie in der Umgebung der Nebenöffnungen, vermisst werden. Statt dessen bemerkt man bei jener unterhalb des Oeffnungsdeckels eine deutliche, nach der Mündung gerichtete Streifung, die, wie KARAWAIEW nachwies, von radiär gestellten Lamellen — nicht Fibrillen, wie man früher annahm — herrührt. Auch im Umkreis der Parapylen findet sich eine feine radiäre Streifung des intracapsularen Protoplasmas. Dieselbe hängt mit dem Vorhandensein zahlreicher feiner Fibrillen zusammen, die nach dem in das Endoplasma eingebetteten Bulbus der Nebenöffnung hin strahlenförmig zusammenlaufen. Die Vacuolen sind in ihrem Innern mit einer wasserhellen Flüssigkeit erfüllt. Diese umschliesst ein einzelnes oder mehrere zu einem kleinen Häufchen vereinigte Körnchen, deren Substanz HERTWIG als Fett anspricht. Neben den erwähnten Vacuolen finden sich im Endoplasma noch zahlreiche dünne, geschlängelte Canäle ¹⁾.

Der im Innern der Centralkapsel gelegene, vom Endoplasma rings umgebene Kern besitzt ungefähr die gleiche Form wie die Centralkapsel, oder er ist von etwas mehr eiförmiger Gestalt, wobei die zugespitzte Hälfte desselben dem oralen Pole zugewendet ist. Die Lage des Kerns innerhalb der Kapsel ist keine genau centrale, sondern man findet ihn allgemein dem aboralen Pole der letztern etwas mehr ge-

1) Das Vorhandensein dieser Bildungen, die zuerst von KARAWAIEW beschrieben wurden, kann ich bestätigen. Sie waren gut zu sehen nach Fixirung mittels des von dem genannten Forscher vorgeschlagenen Gemisches; noch klarer traten sie nach Anwendung der VOM RATH'schen Flüssigkeit hervor. An den mit Eisessigsublimat fixirten Exemplaren waren dieselben weit weniger deutlich sichtbar. Sie sind in den Abbildungen der Tafeln fortgelassen worden.

nähert. Was den Bau des Kerns und seine Veränderungen in den verschiedenen Entwicklungsstadien betrifft, so werde ich sogleich Gelegenheit haben, auf diese Dinge näher einzugehen.

Als erstes allgemeines Resultat meiner Untersuchungen über die Fortpflanzung von *Aulacantha* möge hier angeführt sein, dass bei der genannten Art sowohl Zweitheilung als auch Schwärmerbildung nachgewiesen werden konnte, sowie ferner, dass bei dem erstgenannten Fortpflanzungsmodus sich beide Arten der Kerntheilung, die directe und die mitotische, feststellen liessen.

Ich werde mit der Darstellung der Zweitheilung und hier wieder zunächst der bei der mitotischen Kernvermehrung zu beobachtenden Vorgänge beginnen.

A. Zweitheilung mit mitotischer Kernvermehrung.

Als ich meine Untersuchungen an *Aulacantha* begann, hatte ich zunächst einige Mühe, mich in dem Durcheinander der mannigfaltigen sich darbietenden Entwicklungszustände zurecht zu finden. Zwar erkannte ich bald, dass die aufgefundenen Stadien verschiedenen Fortpflanzungsarten angehören müssten und dass bei der einen, nämlich der Zweitheilung, noch wieder einfache Halbierung des Kerns und Segmentirung zu unterscheiden sei. Aber auch damit war es noch nicht einmal gethan. So gelangten Kernstadien zur Beobachtung, die gewisse Eigenthümlichkeiten der mitotischen Theilung aufwiesen, aber dennoch nicht in den Verlauf der eigentlichen Mitose hineinpassten. Hier musste also noch eine besondere Complication der Verhältnisse vorliegen. Die nähere Untersuchung ergab, dass in diesem Falle zwei von einem bestimmten Punkte an sich trennende Entwicklungsreihen bestehen, die allerdings in ihren Endstadien wieder grosse Aehnlichkeit besitzen.

Jedoch auch abgesehen hiervon blieb noch manches Räthselhafte zu erklären übrig. So fanden sich — und zwar zu Zeiten verhältnissmässig gar nicht einmal selten — gleichfalls unzweifelhaft in nächster Beziehung zu der mitotischen Kerntheilung stehende Zustände, die trotzdem aber weder in den Gang des einen noch den des andern erwähnten Theilungsmodus einzureihen waren.

Ich will jedoch nicht vorauseilen, sondern nach einander die zusammengehörenden Stadien behandeln. Dabei möge zuerst der Her-

gang, der bei der typisch verlaufenden mitotischen Kerntheilung¹⁾ sich abspielenden Erscheinungen geschildert werden. Die 4 Hauptabschnitte dieses ersten Theils der Untersuchungen betreffen: a) Kern und Endoplasma, b) die bläschenförmigen Einschlüsse des Endoplasmas, c) die Oeffnungen der Centrakapselmembran (Astropyle und Parapylen), d) die extracapsularen Körperbestandtheile.

a) Kern und Endoplasma.

Ruhender Kern. Im ruhenden Kern von *Aulacantha* (Taf. 14, Fig. 1; Taf. 15, Fig. 19) bildet das Chromatin ein den Kernraum durchsetzendes grob spongiöses Gerüst, das eine dichter gelagerte centrale Masse von unregelmässig begrenzter, rundlicher Form umschliesst. Das Maschenwerk im Umkreis der letztern zeigt einen mehr oder minder deutlich hervortretenden radiären Bau. Es besteht aus dickern und dünnern Strängen und enthält in seinen Knotenpunkten oft grössere verästelte Klumpen. An der Peripherie laufen die Stränge in unregelmässige Verzweigungen aus. So kommt es, dass man auf Schnitten die äussere Partie des Kerns mit zahlreichen isolirten Theilchen erfüllt findet. Allerdings ist es nicht nöthig, anzunehmen, dass alle diese grössern und kleinern Massen die abgetrennten Ausläufer jener Züge sind, vielmehr mögen auch manche derselben schon von vorn herein ausser Zusammenhang mit der Hauptmasse gewesen sein.

Die chromatische Substanz bietet meistens das Bild zusammenhängender, dichter, homogen erscheinender Massen mit fast ganz glatten Rändern dar, doch bemerkt man ausserdem überall noch kleine Partikelchen und Bröckchen, die sich gewöhnlich besonders reichlich in dem centralen Theil des Kerns vorfinden. Vereinzelt besitzen die Chromatinzüge ein mehr lockeres, körniges oder blasiges Aussehen (Taf. 16, Fig. 20), wobei ihre Ränder eine unterbrochene oder zackige Aussenlinie aufweisen.

Eigentliche Nucleolen sind nicht vorhanden, dagegen finden sich zwischen den Chromatinsträngen stets noch Kügelchen und Fasern aus andrer Substanz, die sich mit den angewandten Kernfärbemitteln nur

1) Der Ausdruck „typisch“ soll hier nur den Gegensatz zu andern, mit der mitotischen Kerntheilung zwar in gewisser Beziehung stehenden, aber doch unter ganz besondern Erscheinungen sich vollziehenden Kerntheilungsvorgängen andeuten. Wie aus den folgenden Ausführungen hervorgeht, weicht der betreffende Theilungsmodus von der Art der Kernvermehrung, wie man sie als „typische Mitose“ zu bezeichnen hat, in mehrfacher Hinsicht ab.

ganz schwach oder gar nicht tingierten. Was ihre stoffliche Beschaffenheit betrifft, so wird es sich dabei einerseits offenbar um Theile des Liningerüstes handeln, die nicht mit Chromatin überkleidet sind, andererseits wahrscheinlich um Paranuclein. Ich werde auf diese beiden Kernsubstanzen weiter unten zurückzukommen haben. Gelegentlich treten auch noch Niederschläge aus dem Kernsaft hinzu, wie ich sie besonders häufig nach Anwendung eines Gemisches von Sublimat und Osmiumsäure beobachtete, das sich überhaupt als sehr wenig brauchbar erwies.

Eine Kernmembran, die als zartes, sich nicht färbendes Häutchen stets deutlich nachweisbar ist, grenzt den Kernraum gegen das umgebende Endoplasma ab.

Vorbereitende Phasen. Die ersten Anzeichen der bevorstehenden Theilung treten in einer Veränderung des Chromatingerüstes zu Tage. An Stelle der dicken, verhältnissmässig nicht sehr reichlich vorhandenen Stränge treten in grösserer Zahl dünnere Züge auf, die jedoch gleichfalls die radiäre Anordnung weiterhin bewahren. Auch in dem centralen Theil des Kerns wird die Vertheilung der Chromatinmassen eine feinere (Taf. 14, Fig. 2). Das Chromatingerüst geht damit aus dem grob spongiösen in den fein spongiösen Zustand über. Der Vorgang der Vermehrung und Verfeinerung des Maschenwerks schreitet allmählich immer weiter fort und führt dahin, dass zunächst in den peripheren Partien des Kerns das Chromatingerüst Fadenstructur anzunehmen beginnt (Taf. 14, Fig. 3). Im weitem Verlauf beobachtet man, wie diese Umwandlung auch mehr im Innern Platz greift, wobei Anfangs noch in den Knotenpunkten sich eine grössere Anzahl reich verzweigter Klumpen erhalten zeigt (Taf. 14, Fig. 4), bis schliesslich der letzte Rest des spongiösen Maschenwerks verschwunden und an Stelle desselben allgemein die Fadenstructur getreten ist (Taf. 14, Fig. 5).

Knäuelstadium. Bis dahin zeigt sich der strahlige Bau des Kerns erhalten, dann verschwindet jedoch die radiäre Anordnung der chromatischen Substanz, deren Fadenwerk sich nun zu einem wirr durch einander geschlungenen Knäuel zurecht lagert (Taf. 14, Fig. 6).

Dass der Knäuel aus einem einzigen zusammenhängenden langen Faden bestehen sollte, halte ich für sehr unwahrscheinlich, vielmehr glaube ich, dass gleich von Anfang an eine Anzahl von Abschnitten vorhanden ist. Eine vollkommen sichere Entscheidung ist allerdings bei der grossen Dichtigkeit und dem Ineinandergreifen der Windungen nicht leicht möglich.

Zum Unterschied von dem vorausgegangenen Stadium hat jetzt der

Faden auch noch merklich an Dicke zugenommen. Betrachtet man ihn genauer, so bemerkt man, dass das Chromatin nur den äusseren Theil des Fadens, nämlich einen dichten Ueberzug an seiner Oberfläche bildet, der nicht auf der ganzen Strecke zusammenhängt, sondern in grössern und kleinern Abständen zahlreiche Unterbrechungen von wechselnder, bisweilen nicht unbedeutender, Länge aufweist, an denen der innere Strang frei zu Tage tritt¹⁾. Nicht immer, aber gelegentlich doch recht deutlich, kann man erkennen, dass das Chromatin des Fadens einzelne, wie die Perlen einer Perlschur an einander gereihte Kügelchen bildet.

Obleich der von der chromatischen Substanz überkleidete Faden durch Eosin intensiv roth gefärbt wird und mithin eine Eigenschaft zeigt, die als charakteristisch für das Linin im Allgemeinen wohl kaum angesehen werden darf, so glaube ich doch die betreffende Substanz als solches ansprechen zu sollen²⁾.

Erwähnen muss ich übrigens noch, dass der Kern nicht durch und durch den gleichen Bau besitzt. Wie in den frühern Phasen zeigt derselbe auch noch in diesem Stadium die Eigenthümlichkeit, dass seine centralen Partien durch eine feinere Vertheilung der Massen ausgezeichnet sind. Ebenso ist zu bemerken, dass nicht der gesammte Vorrath von Linin und Chromatin in der Fadenbildung aufgegangen ist, sondern dass sich überall zwischen dem Fadengewirr diese Substanzen auch noch in Gestalt zahlreicher Klümpchen und Bröckchen zerstreut finden.

1) Dieses Verhalten ist auch in der Fig. 21 auf Taf. 16 zum Ausdruck gebracht worden, doch giebt die Reproduction die Einzelheiten des Originals nicht in der erwünschten Deutlichkeit wieder. Diejenigen Stellen, wo die erwähnte Erscheinung noch am klarsten zu erkennen ist, finden sich in der untern Hälfte der Figur an der rechten und linken Aussenseite.

2) Die erwähnte Rothfärbung durch Eosin trat nur nach Fixirung mit Eisessigsublimat und Eisenhämatoxylinfärbung auf, während die betreffende Substanz bei anderer Vorbehandlung durch Eosin vollkommen ungefärbt blieb. Dieses verschiedene Verhalten zeigt, dass man der Affinität gegenüber Farbstoffen für die Unterscheidung der verschiedenen Kernsubstanzen keinen allzu grossen diagnostischen Werth beimessen darf. Nicht nur wird man damit zu rechnen haben, dass die angewandten Reagentien die chemischen Eigenschaften ändern und damit die Tingirbarkeit oftmals nicht unbedeutend beeinflussen können, sondern auch, dass die Substanzen gelegentlich mit einander gemischt sein werden, dass Uebergänge und Zwischenstufen unter ihnen bestehen, so dass die Eigenschaften nicht immer rein zur Geltung kommen.

Ausser letztern bemerkt man ferner Mengen minimaler Kügelchen, die, zu grössern oder kleinern, bald unregelmässig gestalteten, bald wurstförmig gestreckten Haufen vereinigt, um einen Lininfaden herumgelagert sind (Taf. 16, Fig. 21).

Diese Kügelchen treten hier keineswegs neu auf, sondern sie lassen sich schon bei den vorhergehenden Stadien nachweisen, wo man ihr Vorhandensein bis zum ruhenden Kern zurückverfolgen kann¹⁾.

Ich habe die Substanz dieser Kügelchen, die durch Eisenhämatoxylin geschwärzt werden, Anfangs für Chromatin gehalten, glaube mich aber überzeugt zu haben, dass es sich um einen andern Stoff, wahrscheinlich, wie ich oben schon andeutete, um Paranuclein handelt. Differenzirt man nämlich bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin stärker in der Eisenoxydammoniak-Lösung, so geben die Kügelchen bald ganz den aufgespeicherten Farbstoff ab und nehmen bei nachfolgender Behandlung mit Eosin einen rothen Farbenton an. Dass dieses Verhalten nicht etwa die Folge ihrer geringen Grösse ist, lässt der Umstand erkennen, dass Chromatinkörnchen von gleich kleinem Durchmesser vollkommen schwarz blieben. Auch bei Anwendung andrer Kernfärbemittel zeigten die Kügelchen gegenüber dem Chromatin ein abweichendes Verhalten, indem sie blasser als dieses gefärbt wurden und nach Einwirkung von Osmiumgemischen stark lichtbrechend erschienen.

Der eben geschilderte Kernzustand ist offenbar von sehr kurzer Dauer, denn ich habe nur ganz vereinzelte Exemplare in dieser Phase gefunden, fast immer liess der Chromatinfaden schon eine deutliche Längsspaltung erkennen, ja, ich bin nicht einmal ganz sicher, ob nicht überhaupt bei dem Uebergang in das Knäuelstadium die Spaltung des Fadens bereits angelegt wird. Selbst an den frühesten derartigen Kernzuständen glaube ich eine schwache Andeutung hiervon schon wahrgenommen zu haben. Allerdings wird man sich vor einer leicht möglichen Täuschung hüten müssen, indem nämlich das durchscheinende helle Linin wohl einen schmalen Spalt vortäuschen kann.

Die Spaltung des Chromatinfadens geht, wie dies an Metazoenkernen zuerst von PFITZNER (82) beobachtet und von KARAWAIEW auch für *Aulacantha* bereits ganz richtig angegeben worden ist, in der Weise vor sich, daß die einzelnen Chromatinkügelchen des Fadens sich theilen, so dass jede der beiden Hälften aus einer Reihe von Kügelchen zweiter

1) Bei den in schwächerer Vergrösserung abgebildeten ganzen Schnitten haben die Kügelchen wegen ihrer geringen Grösse nicht gut besonders angegeben werden können.

Ordnung gebildet wird (Taf. 16, Fig. 23). Da gleichzeitig mit dem Chromatin auch das Linin auf die beiden Spalthälften vertheilt wird, was man an den Stellen, wo der Chromatinüberzug fehlt, deutlich erkennen kann, so bleibt die Structur der Fadenhälften nach der Spaltung die gleiche, die der einfache Faden besass.

Stadium des segmentirten Knäuels. Ausser der Längsspaltung vollzieht sich an dem Chromatinfaden aber noch ein zweiter Process: es treten an demselben zahlreiche Einschnürungen auf, und dadurch dass die Massen sich in den einzelnen Abschnitten mehr und mehr concentriren, bilden sich eine grosse Menge kürzerer und dickerer, nur durch eine dünne Lininverbindung mit einander im Zusammenhang bleibender Segmente aus, an denen mit grosser Deutlichkeit die Zusammensetzung aus zwei parallel dicht neben einander her verlaufenden Fadenenden, den Tochterchromosomen, zu erkennen ist (Taf. 14, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 22).

Ehe ich auf weitere Einzelheiten eingehe, muss ich hier noch eine den ganzen Kern betreffende Erscheinung nachtragen, nämlich die zu beobachtende, nicht unbedeutende Grössenzunahme, die derselbe seit Ausbildung des Fadenknäuels in Folge von Wasseraufnahme erfahren hat. Die Volumenvergrösserung beschränkt sich übrigens nicht allein auf den Kern, sondern betrifft in entsprechendem Verhältniss die ganze Centralkapsel. In Folge dessen kann man beim Durchsehen conservirten Materials diese Kernstadien leicht unter den andern herauskennen.

Nach Ablauf der geschilderten Vorgänge bietet der Kern ein von den vorhergehenden Stadien nicht unwesentlich verschiedenes Aussehen dar. Vor allen Dingen erscheint er in Folge der starken Concentrirung der Chromatinmassen sehr locker und durchsichtig. Ausserdem bemerkt man aber auch noch, dass die auf allen vorhergehenden Phasen durch ein feineres Gefüge ausgezeichnete Kernmitte sich in keiner Weise mehr von den übrigen Partien des Kerns unterscheidet, sondern überall die gleiche Structur besteht (Taf. 14, Fig. 7).

Die Chromatinabschnitte sind keineswegs alle von der gleichen Länge und Beschaffenheit, vielmehr besitzt ein Theil das Aussehen ziemlich langer einheitlicher Fäden, andere zeigen eine grössere oder geringere Anzahl von Unterbrechungen, so dass sie aus einer doppelten Reihe von bald mehr rundlichen, bald mehr gestreckten, paarweis immer gleichen, Gliedern bestehen, zwischen denen der sie durchziehende Lininfaden bloss liegt; wieder andere erscheinen als kurze paarige Stäbchen, oder sie bilden ringförmige Figuren. Dazwischen

finden sich noch zahlreiche Theilchen von wechselnder Grösse und Form. Hin und wieder sieht man auch Abschnitte des gespaltenen Lininfadens von bisweilen recht bedeutender Länge ohne jede Chromatinbekleidung und regelmässig ausser diesen Kernbestandtheilen, in manchen Kernen spärlicher, in andern sehr reichlich, die rundlichen oder gestreckten Haufen der kleinen Paranucleinkügelchen (Taf. 16, Fig. 22).

KARAWAIEW konnte an seinen Schnittserien, wie er sagt, nicht entscheiden, „ob bei *Aulacantha* ein einziger Chromatinfaden vorhanden ist, oder eine Anzahl derselben, von welchen dann jeder ein Chromosom oder Kernsegment darstellen möchte“; er nimmt also die Möglichkeit an, dass die in den Präparaten sichtbaren vielen Fadenenden nur die durch das Mikrotommesser von einander getrennten Stücke eines oder vielleicht auch mehrerer langer Segmente repräsentiren, während thatsächlich die Menge der Chromosomen eine ausserordentlich grosse und ihre Länge nur eine verhältnissmässig geringe ist. Dass diese Deutung die richtige ist, geht aus dem Umstande hervor, dass man die Enden der einzelnen Chromatinabschnitte in ganz bestimmter Weise abgerundet und vor allen Dingen durch zarte Lininfäden mit einander verbunden sieht, so dass die Schnittwirkung für ihre Entstehung gar nicht in Frage kommen kann.

Diese Einzelheiten der Kernstructur sind KARAWAIEW entgangen und können bei der von ihm angewandten Fixierungsmethode auch nur schwer wahrgenommen werden. Hierauf ist es ebenfalls zurückzuführen, dass er das Vorhandensein des Linins als Bindemittel zwischen den einzelnen Chromatinkügelchen der Fäden nur vermuthete, die Betheiligung dieser Substanz am Aufbau des Kerns jedoch nie direct hat beobachten können.

Es dürfte hier vielleicht der Ort sein, anknüpfend an das zuletzt behandelte Kernstadium, noch einige ergänzende Worte über die Wirkungsweise und Brauchbarkeit der von KARAWAIEW und mir hauptsächlich verwendeten Fixierungsmittel einzufügen.

Die im Vorstehenden gegebene Schilderung der Structurverhältnisse des Kerns bezieht sich, ebenso wie die dazu gehörigen Abbildungen, auf Exemplare, die mit Eisessigsublimat fixirt worden waren. Ein ziemlich abweichendes und weniger getreues Bild bietet ein Schnitt durch eine Centralkapsel in der gleichen Phase nach Fixirung mit der seitens KARAWAIEW's empfohlenen Mischung von FLEMMING'scher Flüssigkeit und Eisessig. Hier findet man fast stets, man vergleiche nur die von dem russischen Forscher gegebenen Abbildungen, die

Chromosomen aus den peripheren Partien nach der Mitte des Kerns zurückgewichen, wo sie auf einen kleinern Raum zusammengedrängt, viel dichter gelagert erscheinen, als dies den natürlichen Verhältnissen entspricht. In andern Fällen sind als Folge des sehr lockern Kerngefüges starke Schrumpfungen der äussern Form zu bemerken, wobei bald die ganze aborale Hälfte der Centralkapsel mit ihrer dünnen Endoplasmaschicht nach innen gedrückt ist, bald kleinere Stellen eingestülpt erscheinen, in beiden Fällen aber auch wieder die Kernsubstanzen eine mehr oder minder starke Zusammenpressung erfahren haben. Das eben Gesagte gilt nicht nur für das Chromosmiumessigsäure-Gemisch KARAWAIEW's, sondern in gleicher Weise auch für die VOM RATH'sche Flüssigkeit, die sich beide jedoch für die voraufgehenden Kernstadien als äusserst brauchbar erwiesen.

Allerdings hat man sich bei Anwendung von Eisessigsublimat-Mischungen vor dem geraden Gegentheil, d. h. vor Quellungen zu hüten, die durch zu reichlichen Zusatz von Essigsäure entstehen und dahin führen, dass an der Stelle des geringsten Widerstandes, nämlich an der ringförmigen Ansatzlinie des Oeffnungsdeckels, der Centralkapselinhalt hervorgepresst und der Kern nach dieser Richtung in die Länge gestreckt wird; aber bei richtiger Bemessung des Mengenverhältnisses beider Flüssigkeiten bleibt der Kern nicht nur in seiner äussern Gestalt wie seinen feinern Structuren aufs beste erhalten, auch in Bezug auf die leichte Färbbarkeit seiner Substanzen sind die Resultate viel günstigere als bei den chromsäure- und osmiumhaltigen Gemischen. Besonders gute Erfolge wurden bei denjenigen Kernphasen erzielt, wo sich das Chromatin zu Fäden angeordnet findet.

Gleich wirksam wie für die Fixirung der Kernstructuren zeigte sich das Eisessigsublimat-Gemisch aber ausserdem auch noch für die Erhaltung gewisser eigenthümlichen Bildungen, die von einem bestimmten Entwicklungsstadium an im Endoplasma, und zwar in Vacuolen desselben eingelagert, auftreten. Diese Vacuoleneinschlüsse, die KARAWAIEW zuerst beobachtet hat und die nicht verwechselt werden dürfen mit den am gleichen Orte sich findenden, aber längst bekannten „Fettkörnchen“, sind kugelige oder länglich runde, bläschenartige Gebilde von meist 2,5—3,5 μ Durchmesser, die von einer deutlichen Membran umschlossen sind und bald vereinzelt, oder doch nur in geringer Zahl, bald in gedrängten, den ganzen Hohlraum der Vacuole erfüllenden Massen angetroffen werden. Nicht selten sieht man grössere Ansammlungen, die durch die Vereinigung mehrerer

Vacuolen entstanden sind, wobei die Tendenz einer Anhäufung der Bläschen in der oralen Hälfte der Centralkapsel zu Tage tritt.

Nach Anwendung von Chromosmiumessigsäure und besonders der VOM RATH'schen Flüssigkeit weisen die Kügelchen starke Schrumpfungen auf, so dass man bei dichter Lagerung derselben an den zerknittert aussehenden Massen bisweilen nur mit Mühe die Zusammensetzung aus einzelnen Bläschen erkennen kann. Hinzu kommt noch, dass diese bei der erwähnten Vorbehandlung keine Farbe annehmen. Hierdurch, oder durch eine gelinde Bräunung, fallen etwas grössere Mengen in den Präparaten schon bei schwacher Vergrösserung auf.

Bei Fixirung mit Eisessigsublimat bewahren die Bläschen dagegen ihre pralle Form, und es gelingt, dieselben, wenn auch nur ausserordentlich schwach, mit Eosin zu färben. Man erkennt alsdann ein von ihnen umschlossenes, um einen Schatten dunkler erscheinendes kernartiges Gebilde, dessen Nachweis KARAWAIEW nicht gelungen ist. Gelegentlich kann man im Innern der letztern Bildung noch wieder ein dunkleres Körperchen unterscheiden. In spätern Stadien sieht man die lockerer liegenden Bläschen bald einzeln, bald zu zweien oder dreien wieder von einer gemeinsamen Membran umschlossen. Diese grössern Blasen berühren sich und bilden so eine wabige Masse, wie ich sie mit ihren Einschlüssen in der Fig. 28 auf Taf. 16 dargestellt habe.

Das erste Auftreten der Bläschen fällt in die Zeit der Längsspaltung des Chromatinfadens; vorher sucht man vergeblich nach ihnen. Nach Beginn der Spaltung sieht man sie zunächst in geringer Zahl erscheinen, sobald dann aber dieser Vorgang weiter fortgeschritten ist, findet man sie in dichten Massen, bisweilen fast sämtliche Vacuolen erfüllend, vor (Taf. 14, Fig. 7). In keinem Falle habe ich die Bläschen in diesem Stadium ganz vermisst, obgleich sie nach KARAWAIEW's Ausführungen und Abbildungen manchmal auch sollen fehlen können. Da aber ihr Nachweis in der ersten Zeit wegen der geringen Zahl und der grossen Durchsichtigkeit der Bildungen nicht immer ganz leicht ist, so bin ich geneigt, zu glauben, dass sie in derartigen Fällen nur übersehen worden sind.

Kehren wir jetzt wieder zur Betrachtung der am Kern sich abspielenden Veränderungen zurück.

Unmittelbar nachdem die Spaltung der Chromosomen sich vollzogen hat, bemerkt man, dass die dadurch entstandenen Tochterfäden ihrerseits zu einer Längstheilung schreiten, deren Ebene senkrecht zu der ersten Theilungsebene steht. Betrachtet man einen Querschnitt

durch ein in Spaltung begriffenes Mutterchromosom, so sieht man, dass die beiden Tochterfäden nicht völlig drehrund, sondern parallel zur Spaltebene deutlich abgeflacht sind. Etwas später erkennt man auch schon den Beginn der zweiten Längstheilung, die sich durch eine rechtwinklig zu dem ersten Spalt verlaufende hellere Linie bemerkbar macht, so dass der Querschnitt des einzelnen Chromosoms jetzt das Bild eines viertheiligen Fadens bietet.

Noch zweifelloser als an Querschnitten, bei denen immerhin ein Irrthum leicht möglich ist, da ein ähnlicher Eindruck auch nach einmaliger Spaltung durch zwei Paare kurzer, dicht hinter einander in einem Faden liegender Chromatinabschnitte erweckt werden kann, tritt die doppelte Längsspaltung zu Tage, wenn man Gelegenheit hat, in der Ebene des Gesichtsfeldes verlaufende Fadenabschnitte in vortheilhafter Lage zu beobachten. Derartige günstige Fälle trifft man häufig bei etwas fortgeschrittenen Stadien an. Dies hängt damit zusammen, dass im weiteren Verlauf der Dinge die Tochterchromosomen bald anfangen aus einander zu rücken, während die Spalthälften der letztern, die Enkelfäden, noch auf längere Zeit mit einander vereinigt bleiben. Für die Entscheidung der Frage, ob 2 Tochterchromosomen zusammengehören, d. h. demselben Fadenabschnitte entstammen, liefern selbst noch bei vorgeschrittenerer Trennung Längenverhältniss und Lagebeziehung derselben meistens sichere Anhaltspunkte.

Zweites Knäuelstadium. Nachdem die in Spaltung begriffenen Tochterchromosomen aus einander gerückt sind, beginnen sie sich in die Länge zu strecken, wobei gleichzeitig ihre Dicke abnimmt (Taf. 16, Fig. 24). Dadurch, dass sich die Fadenabschnitte ausserdem noch stark krümmen und durch einander schlängeln, entsteht ein zweites Knäuelstadium (Taf. 14, Fig. 8), das mit dem ersten das Gemeinsame hat, dass auch jetzt wieder die Mitte des Kerns von feiner vertheilten Massen eingenommen wird. Ein bedeutender, sofort in die Augen fallender Unterschied besteht jedoch zwischen diesem Kernzustande und dem ersten Knäuelstadium: die Form des Kerns ist eine ganz andere geworden. Derselbe hat sich nämlich zu einem flachen Körper abgeplattet, der im spitzen Winkel zur Frontalebene die Centralkapsel von der Astropyle nach der entgegengesetzten Seite durchzieht, wobei er zuweilen mit seinem Aussenrande bis nahe an die Membran der Centralkapsel herantritt. Die Dicke der Scheibe ist in der Mitte am grössten und nimmt nach dem Rande zu ab, so dass also der Kern auf diesem Stadium den Querschnitt einer Linse zeigt. Von der Fläche gesehen ist der Anblick ein recht verschiedener. Nur

selten ist der Umriss annähernd kreisförmig, gewöhnlich findet man in der Mitte der aboralen Seite eine Einbuchtung, die bald nur als kleiner, wenig bemerkbarer Ausschnitt, bald in Gestalt eines flach gestreckten oder auch stark gekrümmten Bogens entwickelt ist (Fig. C). Die auf diese Weise gebildeten beiden Fortsätze an der aboralen Hälfte des Kerns liegen nicht immer in einer und derselben Ebene (Fig. F), sondern sie zeigen oftmals eine mehr oder minder bedeutende, nach entgegengesetzter Seite gerichtete Verbiegung, wodurch die

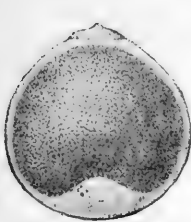


Fig. C.

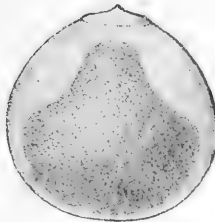


Fig. D.

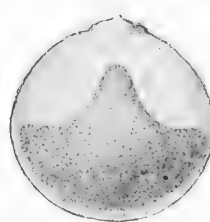


Fig. E.

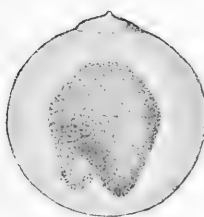


Fig. F.



Fig. G.

Scheibe eine windschiefe Form erhält (Fig. G). In andern Fällen, in denen die Einbuchtung fehlt, ist die Flächenansicht des Kerns die eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken, dessen Spitze der Hauptöffnung zugewendet ist. Ausser den eben erwähnten beobachtet man noch andere Kernformen, bei denen der aborale Theil eine abgerundete Form besitzt, während die orale Partie in Gestalt eines breiteren, rundlichen oder spitzeren kegelförmigen Fortsatzes ausgebildet ist (Fig. D und E). Ich habe in den Figg. C—G nur einige dieser verschiedenen Kernformen wiedergegeben, die Mannigfaltigkeit im Einzelnen ist eine viel grössere.

Am abweichendsten sind die beiden letzterwähnten Kernformen (Fig. D und E), deren absonderliche Gestalt sich jedoch auf eine bestimmte Ursache zurückführen lässt. Schon an dem Totalpräparat einer derartigen Centralkapsel macht sich nämlich in der oralen Hälfte derselben, bei seitlicher Ansicht jederseits rechts und links der Haupt-

axe, eine meist länglich runde Stelle bemerkbar, die durch eine hellere, durchsichtigere Beschaffenheit von dem umgebenden Endoplasma unterschieden ist. Bei näherem Zusehen erkennt man, dass sich in der bezeichneten Gegend ein ganzer Ring befindet, dem die besagte Eigenschaft zukommt und von dem die beiden helleren Stellen herrühren.

Diese eigenthümliche Bildung verdankt ihren Ursprung den bläschenförmigen Einschlüssen, von denen weiter oben die Rede war. Dieselben haben sich inzwischen sämmtlich in der oralen Hälfte der Centralkapsel angehäuft, wo sie unter Verschmelzung der sie umschliessenden Vacuolen zu einer ringförmigen Ansammlung zusammengetreten sind (Taf. 16, Fig. 25—27). Der durch unregelmässige Contouren begrenzte Ring lässt seine Entstehung aus einzelnen Vacuolen meist deutlich erkennen, auch findet man mit Einschlüssen erfüllte Vacuolen oft noch von der Hauptmasse getrennt, im Endoplasma liegend.

Die umfangreichen Einlagerungen bleiben nicht ohne Einfluss auf die Gestalt des Kerns, der, in seiner oralen Hälfte der Möglichkeit einer breiteren Entfaltung beraubt, jene zugespitzten Formen annimmt, wie sie die Figg. D und E zeigen.

Es ist hier noch besonders hervorzuheben, dass sowohl in diesem Stadium als auch den folgenden in der Mehrzahl der Fälle der orale Ring mit seinen Bläschen fehlte, ja, überhaupt in keiner der Vacuolen des Endoplasmas die Einschlüsse mehr nachzuweisen waren. Da dieselben auf der vorausgegangenen Entwicklungsstufe bei sämmtlichen von mir untersuchten Exemplaren angetroffen wurden, also ursprünglich nicht etwa nur dem kleinern Theil der Individuen zukommen, so würde die Frage entstehen, was mit diesen Gebilden vorgegangen ist. Ich werde auf diesen Punkt im nächsten Capitel zurückkommen.



Fig. H.

Umordnung der Chromosomen zur Aequatorialplatte. Wenden wir uns nun wieder den feinem Structurverhältnissen des Kerns zu, so sehen wir auf den zuletzt beschriebenen, als zweites Knäuelstadium bezeichneten Zustand bald einen andern folgen, der sich zwar bei äusserlicher Betrachtung kaum von jenem unterscheidet (Fig. H), der aber bei genauerer Untersuchung doch gewisse, nicht unwesentliche Unterschiede erkennen lässt.

Die Chromatinfäden, die bisher ein unregelmässiges, buntes Gewirr bildeten, lagern sich jetzt nämlich parallel zu einander in der Weise, dass sie, wenn auch vielfach geschlängelt und Schleifen von

der mannigfachsten Form bildend, doch in ihrem hauptsächlichsten Verlauf den linsenförmig abgeplatteten Kern quer, also in der Richtung von einer Fläche zur andern durchsetzen (Taf. 14, Fig. 9 u. Taf. 17, Fig. 29). Allerdings gilt das Gesagte allgemein nur von dem mittlern, dicken Theil des Kerns, wo die Fäden stets annähernd senkrecht zu den Flächen stehen, während sie nach den dünnern Rändern zu bisweilen einen schrägen, nach dem Mittelpunkt der Seitenflächen convergirenden Verlauf aufweisen. Bemerken will ich nebenbei auch noch, dass sich die Umlagerung der Fäden am spätesten an den Rändern zu vollziehen scheint, denn, wenn in den mittleren Partien des Kerns dieser Vorgang bereits ziemlich weit fortgeschritten war, zeigten die dünnen Kanten oft noch deutlich das regellose Durcheinander des Knäuelstadiums oder doch erst Spuren der beginnenden Umordnung der Fäden.

Die Fäden erstrecken sich nicht continuirlich von einer Seite zur andern, sondern es besteht in den centralen Theilen des Kernquerschnitts eine Unterbrechung. An dieser Stelle finden sich statt der Fäden eine Unmenge kürzerer Chromatinabschnitte und Bröckchen, zwischen denen auch hier noch jene Haufen von kleinen Kügelchen zu bemerken sind, deren Substanz ich als Paranuclein anspreche. Diese Massen bilden eine Schicht, in welche die Fäden von beiden Seiten her mehr oder weniger tief hineinragen.

Noch eine weitere Veränderung geht in dieser Periode an dem Kern vor. Während in den vorhergehenden Stadien stets eine deutliche Membran vorhanden war, die den Kernraum gegen das umgebende Endoplasma abgrenzte, verschwindet dieselbe zu der Zeit, wo sich die eben geschilderten Umlagerungen der Chromatinfäden vollziehen, so dass jetzt die Endoplasmamassen der Centralkapsel mit dem Kerninnern in directe Communication treten. In Folge hiervon und weil von den Kernfäden einzelne nach aussen zu über die benachbarten vorspringen, andere hinter ihnen zurückbleiben, zeigt der Kern jetzt auch nicht mehr die glatte, ununterbrochene äussere Begrenzungslinie, wie er sie früher besass.

Stadium der Aequatorialplatte. Nach Ablauf dieser Vorgänge rücken die Chromosomen von beiden Seiten her nach der Mittellinie zusammen, wobei ihre Lagerung eine noch ausgesprochener parallele wird, als sie es vorher war. Gleichzeitig ändert sich auch die Gestalt der ganzen Scheibe. Indem der zwischen der Mitte und den Rändern bestehende Dickenunterschied verschwindet, formt sich dieselbe zu einem flachen Körper von überall gleichmässiger Dicke um,

der bei gleichzeitiger Zunahme seines Durchmessers mit dem Aussenrand in den meisten Fällen bis an die Membran der Centralkapsel herantritt oder doch nur an einzelnen Punkten, so vor allem an der aboralen Seite, oder unter gewissen Umständen an bestimmten Stellen der oralen Hälfte, einen Zwischenraum zwischen sich und der Membran lässt.



Fig. J.

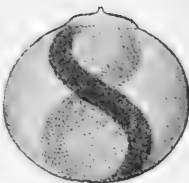


Fig. K.

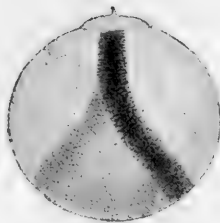


Fig. L.

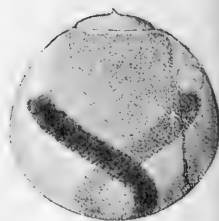


Fig. M.

Damit ist das Stadium der Aequatorialplatte erreicht (Fig J—M; Taf. 14, Fig. 10). Die Form der Platte weist, wie schon angedeutet, bei den einzelnen Individuen Verschiedenheiten auf. Als in allen Fällen vorhanden, kann die windschiefe Krümmung der Platte angeführt werden. Schon auf einer frühern Stufe (vgl. Fig. G) zeigt sich häufig, aber noch nicht immer, eine Anlage hierzu. Auch später tritt die Verbiegung in sehr verschiedenem Maasse auf. Betrachtet man die Platte in bestimmter Lage von der Kante her, so sieht man die Ränder derselben eine 8förmige Figur beschreiben (Fig. K), die je nach der Stärke der Krümmung, d. h. je nachdem Vorder- und Hinterrand sich unter einem mehr spitzen oder stumpfen Winkel kreuzen, bald schlanker, bald gedrungener erscheint. Bei anderer Orientirung erhält man von den eben geschilderten abweichende Bilder (Fig. J und L), wobei denn auch wieder der wechselnde Grad der Krümmung der Platte Unterschiede bedingt.

Die Art der Krümmung ist jedoch, wie ich noch hervorheben muss, überall die gleiche. Bei einer Lage der Centralkapsel, wie sie die Textfiguren zeigen, und ebenso nach Drehung der Hauptaxe in der Ebene um 180° , wird man den dem Beschauer zunächst liegenden Rand der Scheibe stets von oben links nach unten rechts verlaufen, oder bei stärkerer Biegung der Platte, ihn oberhalb der Mitte einen nach rechts, unterhalb derselben einen nach links geöffneten Bogen bilden sehen. Betrachtet man die Centralkapsel vom oralen oder aboralen Pole her, so sieht man bei aufrecht stehender 8 die vordere Kante der Platte in ihrer obern Hälfte einen nach links, in ihrer

untern Hälfte dagegen einen nach rechts zu offenen Bogen beschreiben.

Wenngleich in der Mehrzahl der Fälle die Aequatorialplatte eine runde Scheibe darstellt, die höchstens an der aboralen Seite einen flachen Ausschnitt aufweist, so finden sich doch auch nicht selten ziemlich abweichende Formen, so beispielsweise bei denjenigen Individuen, bei denen die Centralkapsel die früher besprochenen Einschlüsse enthält. Unter dem Einfluss der zu einem oralen Ring sammengelagerten Bläschenmassen nimmt die Aequatorialplatte eine ähnliche merkwürdige Gestalt an, wie sie die in Fig. M abgebildete Centralkapsel zeigt, wo sich unter der Hauptöffnung in Folge der seitlichen Einengung ein fast viereckiger Abschnitt an der im aboralen Theile stark gedrehten Platte gebildet hat.

In einem Falle wurde eine abnorm entwickelte Aequatorialplatte angetroffen. Sie zeigte in so fern eine abweichende Form, als sie einen dreitheiligen Bau besass. Die 3 in der Hauptaxe der Centralkapsel zusammenstossenden Flügel bildeten mit einander gleiche Winkel.

Auf Querschnitten zeigt die Aequatorialplatte entsprechend dem verschiedenen Grade ihrer Drehung an den Seiten bald fast geradlinige, bald stark Sförmig gekrümmte Begrenzungslinien (Taf. 14, Fig. 10). Wie wir gesehen haben, besteht die Platte aus einzelnen, parallel neben einander gelagerten, fadenförmigen Chromosomen. Diese sind nicht alle von der gleichen Länge; da aber die längern unter ihnen alle etwa bis zu der gleichen Entfernung von der Mittellinie reichen, so erhält die Platte dadurch doch als Ganzes ein gleichmässig dickes Aussehen. Ein ähnliches Verhalten wie die äussern zeigen auch die nach der Mittellinie der Platte gerichteten Enden der Fäden. Wenn auch manche unter ihnen bei dem Zusammenrücken von den Seiten her mehr oder weniger weit über die Mitte hinausgetreten sind, so bleibt doch meistens, wenngleich in den einzelnen Fällen verschiedenen deutlich ausgeprägt, die Ebene erkennbar, wo die Chromosomen der gegenüber liegenden Seiten zur Berührung mit einander gekommen sind (Taf. 17, Fig. 30–32).

Wird schon dadurch, dass nur ein Theil der Chromosomen eine bedeutendere Länge besitzt und seitlich weiter hervorragt, bei der bestehenden Anordnung eine grössere Dichtigkeit der innern Partien der Platte gegenüber den äussern Schichten bedingt, so wird dieser Unterschied noch erhöht durch die vielen kleinen Chromatinteilchen, die, wie in den frühern Stadien, so auch hier, die mittleren Theile des

Querschnitts erfüllen. Nur vermisst man von jetzt an die Haufen von Paranucleinkügelchen. Forscht man ihrem Verbleib nach, so bemerkt man, dass die Ballen aus einander gefallen sind und die Kügelchen sich zerstreut haben. Auf beiden Seiten der Aequatorialplatte findet man sie durch das Plasma vertheilt.

Bezüglich der Chromosomen ist zu bemerken, dass mit ihrem Zusammenrücken zur Aequatorialplatte und ihrer mehr parallelen Anordnung auch ein Rückgang in ihrer Schlingelung eingetreten ist. Die Gestalt der Fäden ist im Einzelnen übrigens eine verschiedene. Ausser geraden oder einfach nur hin und her gekrümmten Fäden findet man in grosser Zahl solche, die am äussern Ende hakenartig umgebogen sind oder andere, die vollkommene, nach innen zu offene Schleifen bilden.

Man könnte vielleicht bei der Betrachtung von Schnitten zu der Annahme kommen, dass die vorhandenen einfach geraden oder hakenähnlichen Fäden sämmtlich nur Theile zerschnittener schleifenförmiger Chromosomen darstellen. Dem ist jedoch nicht so, denn man erkennt alle diese Formen auch schon an Totalpräparaten. Natürlich wird durch das Schneiden auch viel Zusammengehöriges getrennt, so dass die Zahl der Haken und Schleifen gelegentlich bedeutend vermindert, die Menge der einfachen Fadenenden dagegen stark vermehrt erscheinen kann.

Wie wir gesehen haben, befinden sich die Chromosomen schon lange vor ihrer Anordnung zur Aequatorialplatte im Zustande der Längsspaltung. Dieser Process hat im Verlauf der letztgeschilderten Vorgänge vielfach weitere Fortschritte gemacht. Wie aber schon zur Zeit der die Aequatorialplatte vorbereitenden Stadien zwischen den Individuen hinsichtlich der Breite des Spaltes Unterschiede bestehen, so zeigen auch im Zustande der ausgebildeten Platte die einzelnen Thiere in dieser Beziehung durchaus kein einheitliches Verhalten. Des Gleichen liesse sich in Bezug auf die Dicke der Fäden sagen. So findet man denn in dem einen Falle dünne Chromosomen, die nur von einer feinen hellern Linie durchzogen sind, in einem andern Falle ist es dagegen schon zu einer vollständigen Trennung der zarten Hälften gekommen; wieder bei andern Thieren besteht die Aequatorialplatte aus kräftigen Fadenabschnitten, die sich entweder noch in beginnender oder schon in stark fortgeschrittener Spaltung befinden. Dazu kommt ferner, dass auch keineswegs die Länge, ja selbst nicht einmal die Zahl der Chromosomen überall annähernd die gleiche ist. Bald erscheint in Folge dessen die Aequatorialplatte als dünne, bald als

dicke Scheibe; bald ist ihr Querschnitt locker und durchsichtig, bald zeigt er bei gleicher Schnittdicke ein dichtes Gefüge. Erwähne ich endlich noch, dass manche Platten in der Hauptsache von gerade gestreckten Chromosomen gebildet werden, während bei andern die gebogene und geschlängelte Form derselben noch ziemlich stark vorherrscht, so dürften damit die wesentlichsten Verschiedenheiten aufgezählt sein. Ich habe in den Figg. 30–32 auf Taf. 17 Theile aus drei verschiedenen Aequatorialplatten abgebildet, die ein paar specielle Fälle darstellen und einen Begriff von der wechselnden Beschaffenheit der Platte geben. Sehr in die Augen fallend ist die ungleiche Menge des Chromatins bei den einzelnen Individuen.

Werfen wir nun einen Blick auf die Umgebung der Aequatorialplatte, so ist zunächst zu bemerken, dass, so weit wie die Chromosomen sich erstrecken, das Protoplasma ein besonderes Aussehen zeigt. Nicht nur fehlen demselben die grossen Vacuolen, auch durch eine geringere Färbbarkeit ist es von dem sich nach aussen zu anschliessenden Endoplasma unterschieden. Die Grenze gegen das letztere erscheint auf Schnitten nicht in Gestalt einer bestimmten, glatten Linie, sondern zahlreiche kleine Rauigkeiten der aneinander stossenden Flächen machen den Uebergang zu einem weniger schroffen und unvermittelten. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, dass das die Aequatorialplatte zunächst umschliessende, sich schwächer färbende Protoplasma eine feine Faserung besitzt, die parallel zu den Chromatinfäden verläuft. Im Uebrigen lassen die protoplasmatischen Bestandtheile der Centralkapsel keinerlei Abweichungen gegen früher erkennen.

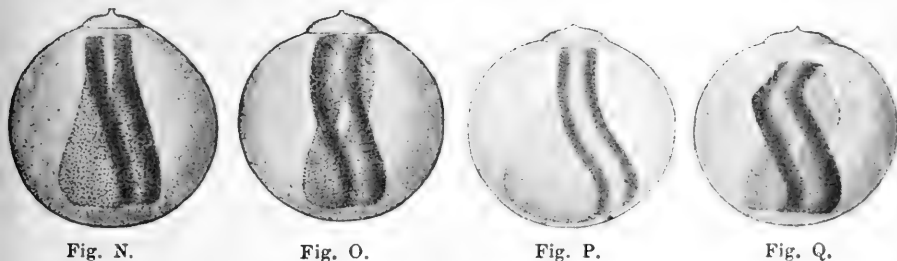


Fig. N.

Fig. O.

Fig. P.

Fig. Q.

Bildung der Tochterplatten. Die nächste Veränderung, die an der Aequatorialplatte vor sich geht, besteht darin, dass sich dieselbe der Fläche nach in 2 Hälften, die Tochterplatten, spaltet (Fig. N–Q; Taf. 15, Fig. 11; Taf. 18, Fig. 33 u. 34)¹⁾. Hierbei kommt

1) Die Textfiguren stellen gegenüber denjenigen der Tafeln ein etwas fortgeschrittenes Stadium dar.

es jedoch nicht, wie bei der typischen Mitose, zu einer Vertheilung der Spalthälften der Chromosomen auf die beiden verschiedenen Seiten. Zwar könnte man sich einen solchen Vorgang bei der oft ausserordentlich dichten Lagerung der Segmente wohl in der Weise verlaufend denken, dass die Tochterfäden an einander entlang gleiten und sich so nach entgegengesetzter Richtung aus einander bewegen. Auch würde man durch die Beobachtung, dass man in spätern Stadien nicht selten einzelne Fäden von den gegenüber liegenden Seiten mit ihren freien innern Enden auf einander zu oder eine Strecke weit dicht neben einander her laufen sieht (vergl. Taf. 15, Fig. 12; Taf. 18, Fig. 36), zu der Vermuthung geführt werden können, dass es sich hier um die aus einander gerückten Hälften eines und desselben Chromosoms handle. Aber dieser Vorgang wäre im Einzelnen doch nur schwer vorzustellen, denn, da die Chromosomen bereits von Anfang an verschiedenen Seiten angehören, so müsste man schon voraussetzen, dass nur die eine Spalthälfte die gedachte Bewegung ausführt, die andere aber an ihrem Orte verbleibt. Eine derartige Annahme würde jedoch von vorn herein schon mit den Thatsachen nicht im Einklang stehen. In diesem Falle müsste in den Anfangsstadien des Processes die Mitte des Plattenquerschnitts durch die zur andern Seite hinüberwandernden Fadenhälften am dichtesten erscheinen, während in Wirklichkeit das Gegentheil beobachtet wird: gerade die Mitte zeigt von Beginn des Vorgangs an eine weniger dichte Lagerung der Fäden als die äussern Plattenpartien und zeichnet sich durch ihr helleres, durchsichtigeres Aussehen aus (vgl. Taf. 18, Fig. 33 u. 34).

Die Entstehung der Tochterplatten vollzieht sich auf dem Wege einer einfachen Spaltung der Aequatorialplatte, und zwar erfolgt die Durchtrennung in der Medianebene, wo bei der Bildung der Aequatorialplatte die Chromosomen der gegenüber liegenden Seiten zusammengetroffen sind und wo also gewissermaassen schon eine Naht bestand. Bei diesem Vorgange müssen naturgemäss die Chromosomen auf der ursprünglich von ihnen eingenommenen Hälfte verbleiben.

Dass die jungen Tochterplatten nicht, wie man nach dem Bau der Aequatorialplatte zunächst wohl erwarten könnte, an den innern, einander zugekehrten Seiten, sondern in ihren äussern Theilen eine dichtere Lagerung der Chromosomen zeigen (Taf. 18, Fig. 33 u. 35), hängt mit der bei den Fäden hervortretenden Tendenz, ihre äussern Enden in eine und dieselbe Ebene zu rücken, zusammen. Dieses Ziel wird in den ersten Phasen der Trennung meist nur äusserst unvollkommen erreicht; bald sind es einzelne, bald ganze Gruppen von

Chromosomen, die durch ihre Lage Unregelmässigkeiten bedingen. Vereinzelt trifft man aber auch ganz frühe Stadien an, bei denen sich ein Zwischenraum zwischen den Tochterplatten noch kaum einmal gebildet hat, sondern nur ein hellerer Schein die Lage der Trennungsebene andeutet, und die doch in Bezug auf die glatte Begrenzung der äussern Flächen der Platten schon mehr das Verhalten späterer Zustände zeigen. An dem in Fig. 34 auf Taf. 18 dargestellten kleinen Theile eines Querschnitts tritt diese Erscheinung noch nicht sehr deutlich zu Tage, an grössern Partien oder ganzen Schnitten der Art fällt sie aber doch auf.

An der Innenfläche der Platten ist die Begrenzung im Allgemeinen eine noch weniger scharfe als an der Aussenfläche. Hier sieht man von beiden Seiten her zahlreiche Fäden weit in den Zwischenraum hineinragen oder denselben vollständig durchsetzen, wobei sie vielfach Haken und Schleifen der verschiedensten Form bilden.

Schon im Stadium der Aequatorialplatte war es, wie bereits erwähnt, oftmals zu einer Trennung der Chromosomenhälften gekommen; die jungen Tochterplatten zeigen diesen Vorgang regelmässig stark fortgeschritten. Da bei dem Auseinanderweichen die Fadenhälften ihren frühern, genau parallelen Verlauf bald einbüssen, tritt die ursprüngliche Zusammengehörigkeit hier nur noch vereinzelt vollkommen deutlich und zweifellos hervor.

Was sonst noch die Gestalt der Chromosomen betrifft, so besitzt der weitaus grösste Theil derselben eine am äussern Ende hakenartig gekrümmte Form oder stellt Uförmig gebogene, mit ihrem geschlossenen Theil nach aussen gerichtete Schleifen dar, während die Zahl der einfachen Fäden eine starke Reduction erfahren zu haben scheint. Ich möchte daher annehmen, dass in vielen Fällen eine nachträgliche Krümmung der Fäden eingetreten ist. Erwähnung möge hier auch noch die Thatsache finden, dass nur ein Theil der Fäden in der Biegung seine Dicke beibehält, eine grosse Zahl dagegen an dieser Stelle eine Verjüngung und eine Verbindung der zugespitzten Enden durch einen feinen, durchsichtigen, scheinbar aus Linin bestehenden Faden zeigt. Ob dieser Unterschied vielleicht daher rührt, dass die einen in dem vorhergehenden Stadium schon die gebogene Form besaßen oder sich später einfach gekrümmt haben, bei den andern jedoch ein nachträgliches Zusammentreten erfolgte, wage ich nicht zu entscheiden.

An der Aussenseite der Tochterplatten beobachtet man regelmässig in grösserer oder geringerer Entfernung von denselben eine

Menge von Fadenabschnitten, Klümpchen und Kügelchen. Sie sind in das die Platten umschliessende, sich schwächer färbende Protoplasma eingelagert, das auf beiden Seiten eine annähernd gleichmässig dicke Schicht bildet und hier wie zwischen den Platten die erwähnte faserige Structur zeigt (Taf. 18, Fig. 33—36). Der grösste Theil dieser Körper weist nach Färbung mit Eisenhämatoxylin einen blauschwarzen Farbenton auf und lässt keinen Zweifel darüber, dass die Substanz, um die es sich handelt, Chromatin ist. Besonders intensiv schwarz färben sich zahlreiche kleine Körnchen, die bald einzeln, bald zu mehreren dicht bei einander oder zu kleinen Klümpchen von schwammigem Aussehen vereinigt, sich hauptsächlich an der Grenze des die Platten umgebenden durchsichtigeren Protoplasmas finden und meist von einem hellern, den Eindruck einer kleinen Vacuole erweckenden Hofe umgeben sind (vgl. besonders Fig. 34 u. 35). In ihrer Grösse stimmen sie etwa mit den Paranuclein-Kügelchen überein, die ich in diesem Stadium mit Sicherheit nicht mehr aufzufinden vermochte, doch ist ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber, wie aus dem Gesagten hervorgeht, ein anderes.

Spätere Tochterplattenstadien. Im weiteren Verlaufe der Theilung entfernen sich die Tochterplatten nun immer mehr von einander. Dieser Vorgang ist mit einer Verringerung ihres Durchmessers verbunden, die schon bald nach ihrer Trennung beginnt und die ihrerseits als die Folge eines engern Zusammenrückens der Chromosomen innerhalb der Platten auftritt. So sieht man denn auf einem sich an den zuletzt beschriebenen Kernzustand anschliessenden Stadium (Taf. 15, Fig. 12) die Kernplatten seitlich nicht mehr bis an die Membran der Centralkapsel herantreten. In demselben Maasse wie die Kernplatten hat sich gleichzeitig aber auch das hellere, faserige Protoplasma, in das dieselben eingelagert sind, von der Centralkapselmembran zurückgezogen, wodurch es zu einer vollständigen Umhüllung dieser Theile durch das Endoplasma gekommen ist. Ferner bemerkt man, dass die Begrenzung der Platten auf den Aussenflächen jetzt eine viel bestimmtere, als sie vorher war, geworden ist, indem die Chromosomen mit der Einstellung ihrer äussern Enden in eine und dieselbe Ebene weiter fortgefahren sind. Dabei ist auch der grössere Theil der vielen Fadenabschnitte und Brocken, die vorher auf beiden Seiten sichtbar waren, in die Platten mit aufgenommen worden. Nur noch eine verhältnissmässig kleine Zahl dunkler gefärbter Kügelchen findet sich von nun an ausserhalb der Kernplatten durch das angrenzende Protoplasma zerstreut.

Schon im Anfang des Tochterplattenstadiums war ein Rückgang in Bezug auf die Drehung der aus einander weichenden Hälften erkennbar. Dieser Abflachungsprocess ist auch inzwischen noch weiter gegangen und hat schliesslich dahin geführt, dass das Aussehen der Kernplatten dasjenige ziemlich ebener Scheiben geworden ist. Ihre äussere Gestalt ist bei den einzelnen Individuen eine ziemlich wechselnde, bald stellen sie länglich runde Platten dar, bald sind sie etwa herzförmig, oder sie zeigen in Folge der Ausbildung mehrfacher Ausschnitte am Rande eine complicirtere Form. In den Figg. R—T habe ich ein paar derartige verschiedene Fälle dargestellt.

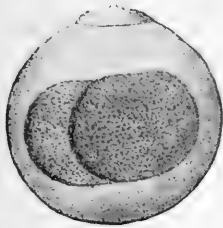


Fig. R.

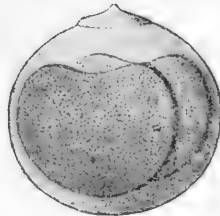


Fig. S.

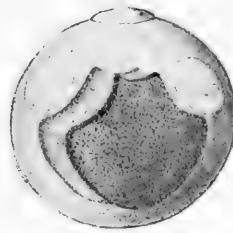


Fig. T.

Ausser der erwähnten engern Zusammenlagerung der Chromosomen und ihrer gleichmässigeren Ausrichtung an der Aussenseite der Platten bemerkt man jetzt auch eine allmählich sich vollziehende Verkürzung der Fäden, die mit einer Verdickung und Geradestreckung derselben Hand in Hand geht (Taf. 18, Fig. 35 u. 36). Aber alle diese Veränderungen werden erst auf einem etwas spätern Stadium, nachdem die Platten noch weiter aus einander gewichen sind, zum Abschluss gebracht (Taf. 15, Fig. 13). Hier sieht man alsdann die Chromosomen auf beiden Seiten zu einer dichten Masse zusammengelagert, die auf dem Querschnitt an den Aussenflächen einen fast ununterbrochenen scharfen Contour zeigt. Auch an den Innenflächen ist die Begrenzung mittlerweile eine viel bestimmtere geworden. Zwar springen hier und da noch einzelne, und bisweilen selbst grössere oder kleinere Gruppen von Fäden über die benachbarten vor, doch erscheinen im Grossen und Ganzen die Kernplatten jetzt als gleichmässig dicke parallele Scheiben.

Bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten hat das den Raum zwischen denselben erfüllende Protoplasma in so fern sein früheres Aussehen bewahrt, als es sich nach wie vor durch eine geringere Färbbarkeit und den Mangel von Vacuolen auszeichnet, dagegen bemerkt man eine Abnahme in der Deutlichkeit der Faserung. Auch

sonst lassen sich noch gewisse Veränderungen feststellen. Abgesehen davon, dass sich das Endoplasma mit seinen dunkler tingierten, vacuolisierten Massen von den Seiten her meistens etwas zwischen die Kernplatten vorgewölbt hat, fällt vor allen Dingen das Auftreten einer zellplattenartigen Bildung auf, die als dünne Scheibe in der Mitte zwischen den Tochterplatten zur Entstehung kommt. Besonders deutlich traten die Einzelheiten der Structur bei der Untersuchung der Schnitte in Wasser hervor. Es machte alsdann den Eindruck, als ob jene Platte sich aus einzelnen Anschwellungen in der zwischen den Kernplatten sich ausspannenden zarten Faserung zusammensetze, in ähnlicher Weise, wie es auch sonst bei pflanzlichen und thierischen Zellplatten der Fall ist. Eine grössere Färbbarkeit der Platte wurde jedoch nicht beobachtet, vielmehr zeichnete dieselbe sich nur durch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus. In der Verlängerung dieser „Spindelplatte“ bemerkt man meistens einen hellern Streifen, in dem ich unter günstigen Umständen eine Reihe kleiner, knötchenförmiger Differenzierungen erkannte. Es scheint mithin auch eine „Cytoplasmplatte“ entwickelt zu sein. Diese tritt jedoch nicht auf directem Wege gerad-

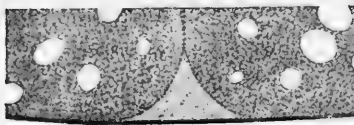


Fig. U.

linig bis an die Membran der Centralkapsel heran, sondern sie gabelt sich in einiger Entfernung von derselben und trennt einen mit schwächer färbbarem Protoplasma erfüllten, auf dem Querschnitt dreieckigen Ring ab (vgl. Fig. U), der die Centralkapsel in der Ebene der Zellplatte umgreift. Die erwähnten Einzelheiten sind in Folge ihrer Zartheit natürlich nur mittels starker Objective zu erkennen, während bei geringerer Vergrösserung allein die Unterschiede in der Färbung hervortreten (vgl. Taf. 15, Fig. 13 ff.). Auf das Verhalten der in Rede stehenden Bildungen bei der Theilung der Centralkapsel werde ich weiter unten zurückzukommen haben.

Das Stadium der Tochterplatten wurde bereits von KARAWAIEW beschrieben, und zwar entspricht der Entwicklungszustand des von ihm beobachteten Individuums etwa dem in Fig. 13 auf Taf. 15 dargestellten. Die Beschreibung, die der russische Forscher giebt, weicht jedoch in einigen Punkten von meinen Befunden ab. Nach KARAWAIEW sollen die Platten aus zwei verschiedenen Substanzen bestehen, nämlich aus einer verhältnissmässig schwach färbbaren Hauptmasse, „welche auf der zum Centrum zugekehrten Fläche der Platten in das Endoplasma in Form von zahlreichen fingerförmigen Auswüchsen hineinragt“,

sowie ferner aus einer grossen Menge von kleinen Kügelchen, die, zu Fäden an einander gereiht, die Hauptmasse quer durchsetzen und in Bezug auf ihre Färbbarkeit sich wie Chromatin verhalten.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die „fingerförmigen Auswüchse“ die Enden einzelner über ihre Umgebung hervorragenden Chromosomen sind und dass die geschilderten abweichenden Verhältnisse nur als die Folge unzureichender Fixirung zu erklären sind. Während bei den jüngern Zuständen der Tochterplatten eine gute Erhaltung ihres Baues mit Leichtigkeit zu erreichen ist, zeigen in spätern Stadien die Chromosomen eine unwiderstehliche Neigung, mit einander zu verkleben. Selbst die sonst gerade für die Conservirung der chromatischen Theile so vorzüglich sich bewährende Mischung von Sublimat und Eisessig versagte in zahlreichen Fällen. Bald erhielt ich ähnliche Bilder wie KARAWAIEW, bald war das Chromatin der Platten zu einer Masse verbacken, die auf dem Schnitt einen schwammigen Bau aufwies und an der nur noch die auf der Innenseite der Scheiben hervorstehenden fingerförmigen Fortsätze auf ihre Entstehung aus neben einander liegenden Fäden hindeutete. In noch andern Fällen zeigte der Plattenquerschnitt ein dichtes Aussehen, wobei Ungleichmässigkeiten in der Färbbarkeit zu Tage traten (Taf. 16, Fig. 27). Andererseits liegt mir aber auch eine ganze Reihe gut erhaltener Exemplare vor, an denen der Bau der Kernplatten unverändert erhalten und mit vollster Deutlichkeit wie oben geschildert zu erkennen ist.

Das Vorhandensein einer Zellplatte ist von KARAWAIEW nicht beobachtet worden. Vielleicht dürfte man jedoch die an der einen seiner beiden Abbildungen (96, tab. 6, fig. 5) sichtbare, mit dunklern Punkten durchsetzte faserige Protoplasmapartie, die sich in der obern Hälfte der Figur angedeutet findet und von der Centrankapselmembran sich unter allmählicher Verschmälerung bis eben zwischen die Kernplatten erstreckt, mit den geschilderten an dieser Stelle bestehenden Differenzirungen des Endoplasmas in Zusammenhang zu bringen haben. Ebenso wird man, wie mir scheint, auf die Zellplatte wohl auch eine Angabe im Text (95, p. 300) beziehen müssen, wonach auf Schnitten nahe dem oralen Pole „im Plasma zwischen den Tochterplatten eine denselben parallele Streifung“ wahrgenommen wurde. Allerdings ist die sich daran anschliessende Bemerkung, dass die letztere auf den folgenden Schnitten „zwischen den Rändern der Tochterplatten und der Membran der Centrankapsel in einer zur ersten rechtwinkligen Richtung, aber nur auf einer Seite“ verlief, wieder schwer mit dem Verhalten der Zellplatte in Einklang zu bringen. Von den faserig differenzirten Protoplasma-

scheiben an der Aussenseite der Tochterplatten erwähnt KARAWAIEW nichts, dieselben sind, wie ich hervorheben muss, auf spätern Stadien auch nicht mehr nachzuweisen, und das Einzige, was auf ihre frühere Anwesenheit hindeutet, ist eine etwas hellere Färbung des Endoplasmas an dieser Stelle. Statt dessen spricht KARAWAIEW von „zwei spaltförmigen Höhlungen an der äussern Oberfläche der Tochterplatten“, die „vom Plasma durch eine dünne, etwas weniger durchsichtige Schicht abgetrennt“ und mit Kernsaft erfüllt sein sollen. Von diesen Flüssigkeitsansammlungen wird ausserdem noch angegeben, dass sie von feinen, den Kernplatten parallel verlaufenden Plasmasträngen durchzogen seien. Auch in diesem Falle handelt es sich um ein Kunstproduct, dessen Entstehung auf die Wirkung der angewandten Reagentien zurückzuführen ist. Ich selbst habe gleichfalls bei spätern Entwicklungsstadien wiederholt beobachtet, dass sich das Plasma an der Aussenseite der Tochterplatten von denselben losgelöst hatte und so ein Zwischenraum entstanden war. Am lebenden Thier und ebenso bei gut gelungenen Präparaten ist aber ein solcher nicht vorhanden, vielmehr tritt das Plasma direct bis an die Platten heran, und die einzigen Besonderheiten an dem letztern bestehen, abgesehen von der bereits erwähnten etwas geringern Färbbarkeit, in dem Fehlen von Vacuolen in einem gewissen Umkreise von den Kernplatten, sowie dem Vorhandensein kleiner, dunkler gefärbten Körnchen, den Ueberbleibseln der in frühern Stadien reichlicher vorhandenen, vom Kern herrührenden Einlagerungen.

Von allen Zuständen der mitotischen Kerntheilung mit Ausnahme der vorbereitenden Phasen bis zur Anlage der zweiten Längsspaltung der Chromosomen, gelangte das Stadium der Tochterplatten in seinen verschiedenen Altersstufen am häufigsten zur Beobachtung. Im Durchschnitt befand sich annähernd $\frac{1}{2}$ Proc. sämmtlicher untersuchten Thiere in diesem Entwicklungszustand, bisweilen stieg das Verhältniss sogar bis beinahe auf 1 Proc. Demnächst folgten mit kaum geringern Zahlen die im Stadium der Aequatorialplatte angetroffenen Individuen.

Reconstruction der Tochterkerne. Nachdem die Kernplatten das Maximum ihres Abstandes erreicht haben, beginnen dieselben, sich mit ihren Rändern nach aussen zu krümmen, wodurch sie eine schüsselförmige Gestalt erhalten (Fig. V; Taf. 15, Fig. 14). Bei diesem Vorgang sieht man häufig die eine, und zwar meistens die orale, Seite der gegenüber liegenden etwas voraneilen. Die Krümmung der Platten schreitet allmählich immer weiter fort, so dass ihre sich einander entgegen wölbenden Ränder immer näher zusammentreten

(Fig. W, X; Taf. 15, Fig. 15—17). Gleichzeitig bemerkt man, dass auch die Dicke der Platten mehr und mehr zunimmt. Diese Erscheinung rührt nicht allein davon her, dass die Chromatinfäden sich

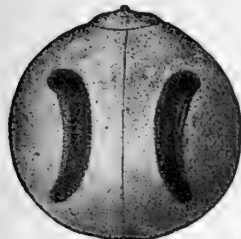


Fig. V.

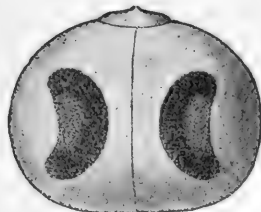


Fig. W.



Fig. X.

wieder in die Länge zu strecken beginnen, wobei sich übrigens auch wieder eine stärkere Schlängelung derselben bemerkbar macht, sondern beruht vor allen Dingen darauf, dass sich auf der ursprünglichen Aussenseite der Platten eine Anfangs nur dünne, später aber an Dicke immer mehr zunehmende Schicht aus kürzern Fadenenden und Chromatinkörnchen ausbildet, die in Folge der wachsenden Krümmung der Platten schliesslich ganz im Innern zu liegen kommt. Es erscheint mir höchst wahrscheinlich, dass es sich bei diesen Massen um dieselben Abschnitte und Partikelchen handelt, die man bei den jungen Tochterplatten in so grosser Zahl an ihrer Aussenseite beobachtet, die, nachdem sie bei dem Zusammenrücken der Chromosomen zunächst mit in die Kernplatten hineingewandert sind, jetzt wieder aus denselben hervortreten.

Entsprechend den Formveränderungen der Kernplatten wölbt sich das Endoplasma Anfangs in Gestalt eines ausgedehnten flachen Polsters in die an der Aussenseite derselben entstehenden Höhlungen vor (Taf. 15, Fig. 14); in spätern Stadien nimmt dieser Theil die Form eines Knopfes an, der je nach dem Grade der Krümmung der Kernplatten durch einen mehr oder minder dünnen Stiel mit dem übrigen Endoplasma in Verbindung steht (Taf. 15, Fig. 15—17).

Die schon bei den frühern Stadien hervorgehobene Eigenthümlichkeit des Fehlens von Vacuolen in dem an die Aussenseite der Kernplatten angrenzenden Endoplasma findet sich auch in den spätern Entwicklungszuständen erhalten, wo die von den gekrümmten Platten umschlossene Partie stets frei von Vacuolen bleibt. Dagegen bemerkt man hier statt der bisher vorhandenen zahlreichen kleinen, dunkel tingirten Körnchen eine Menge, zum Theil bedeutend grösserer und

weniger intensiv sich färbenden Kügelchen, welch letztere zweifellos aus erstern hervorgegangen sind. Sie werden, wenn überhaupt, so doch nur zum kleinsten Theil in die jungen Tochterkerne mit aufgenommen, die grössere Mehrzahl löst sich nach und nach im Endoplasma auf.

Das zwischen den sich reconstruirenden Tochterkernen gelegene vacuolenfreie Protoplasma behält noch längere Zeit sein bisheriges Aussehen bei, wenn es auch im Verlauf der weitem Erscheinungen auf einen immer kleiner werdenden Raum beschränkt wird. Allmählich verschwindet es jedoch vollkommen, die geringere Färbbarkeit verliert sich, es treten Vacuolen auf, und schliesslich findet man die jungen Tochterkerne von einer gleichmässigen Endoplasmamasse umgeben.

Bald nachdem die Kernplatten mit ihrer Krümmung begonnen haben, werden an der Centralkapsel die ersten äussern Anzeichen der Durchtheilung sichtbar, indem dieselbe eine Vergrösserung ihres Durchmessers in der Richtung erfährt, in der die Tochterplatten aus einander gewichen waren (Fig. W; Taf. 15, Fig. 15). Weiterhin bemerkt man in der Mitte der aboralen Seite eine gelinde Einbuchtung der Aussenlinie.

Was die Durchschnürung der Centralkapsel selbst betrifft, so vollzieht sich dieser Vorgang augenscheinlich in ähnlicher Weise, wie sie bei andern Zellen unter Mitwirkung einer am äussern Rande gegabelten Zellplatte zu Stande kommt. Ich erwähnte schon, dass man in der Ebene der Zellplatte unter der Membran der Centralkapsel einen auf dem Querschnitt dreieckigen, nach innen keilförmig zugespitzten Ring aus schwächer färbbarem Protoplasma findet. Es unterliegt, wie mir scheint, keinem Zweifel, dass die in spätern Theilungsstadien auftretende, die Centralkapsel von der aboralen Seite her umfassende, scharfe Einkerbung durch den Zerfall dieses Protoplasmaringes entsteht, an dessen innern Grenzflächen sich ein Anfangs äusserst zartes, später aber zu einer derben Membran sich umgestaltendes Häutchen ausbildet. Dabei wandelt sich jedoch nie die Zellplatte in ihrer ganzen Ausdehnung direct in eine Theilungsmembran um, im Gegentheil sah ich dieselbe nach Beginn der Durchschnürung nie mehr so scharf begrenzt wie früher, sondern nur nach und nach dringt an ihrer Stelle die Furche von aussen her nach dem oralen Pole zu fortschreitend, weiter in die Tiefe vor und bringt die jungen Centralkapseln in dieser Ebene zum Auseinanderweichen ¹⁾.

1) Bei der Betrachtung von Totalpräparaten kann leicht die scharfe Innenkante der Furche dem Beschauer eine die Centralkapsel in der

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, bleiben die jungen Tochterkapseln am längsten mit dem oralen Theil im Zusammenhang. Schliesslich erfolgt jedoch auch an dieser Stelle eine Trennung, und zwar bereits zu einer Zeit, wo die Kerne sich noch nicht einmal völlig abgerundet haben (Fig. Y). Nur in einem einzigen Falle sah ich eine noch in Theilung begriffene Centralkapsel, deren Kerne eine Ausnahme von dieser Regel machten, indem sie keine Spur einer Höhlung mehr zeigten. Aber hier scheint es mir fraglich, ob es überhaupt zu einer Trennung gekommen wäre, und dies nicht nur deswegen, weil trotz des fortgeschrittenen Zustandes der Kerne die Furche noch ziemlich oberflächlich verlief, sondern auch wegen einer ungleichmässigen Ausbildung der Theilhälften bei dem betreffenden Individuum.

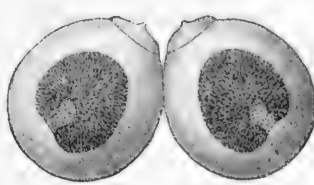


Fig. Y.

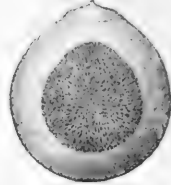


Fig. Z.

Weiter oben wurde schon bemerkt, dass die bläschenartigen Einschlüsse im Endoplasma sich zur Zeit der Abflachung des Kerns, die die Bildung der Aequatorialplatte einleitet, zu einem Ring in der oralen Hälfte der Centralkapsel zusammenlagern. Dieser Ring findet sich auch noch bei viel spätern Stadien erhalten. So zeigt der auf Taf. 16, Fig. 27 abgebildete Schnitt denselben oberhalb der schon weit aus einander gerückten Tochterplatten. Im Verlauf der Durchschnürung der Centralkapsel tritt jedoch eine Veränderung in diesen Verhältnissen ein, in so fern, als die Bläschen sich unterhalb der Hauptöffnung, zwischen dieser und den Tochterkernen, in Gestalt einer einheitlichen, mehr oder minder dichten Masse ansammeln. Hierbei geschieht es nicht selten, dass einzelne Bläschen bis zwischen die radiären Lamellen der Hauptöffnung gelangen. Wesentlich abweichende Verhältnisse wurden nur bei einem Thier angetroffen, das etwa auf einer Entwicklungsstufe stehend, wie sie die Fig. W zeigt, nicht allein in der oralen Hälfte der Centralkapsel eine ringförmige Ansammlung der in Rede stehenden Bildungen besass, sondern, entgegen aller Regel, noch eine zweite im aboralen Theil der Kapsel aufwies. Beide Massen standen an einer Stelle durch dazwischen gelagerte Ebene der Zellplatte durchsetzende wohl entwickelte Membran vor-täuschen, die genauere Untersuchung zeigt jedoch das Irrige dieser Annahme.

andere im Zusammenhang. Bis dicht vor der Durchtheilung der Centralkapsel werden gelegentlich die Bläschen im Innern derselben beobachtet; ich fand sie noch auf einem Stadium, das ungefähr der Fig. 17 auf Taf. 15 entspricht. Hier hatten sich die betreffenden Gebilde zu einer an der oralen Seite bis an die Centralkapselmembran herantretenden, nach der entgegengesetzten Seite spitz zulaufenden Anhäufung zusammengelagert, die, gegen das Endoplasma scharf abgegrenzt, sich nur von einzelnen in der Richtung nach der Hauptöffnung verlaufenden feinen Protoplasmazügen durchsetzt zeigte. Die Lamellen der Hauptöffnung endeten frei zwischen den Bläschenmassen. Nach der durchgeführten Theilung habe ich in den jungen Tochterkapseln jedoch nie mehr die bläschenartigen Einschlüsse vorgefunden.

Nach der Trennung der Tochterkapseln verschwindet an den Kernen der letzte Rest der Einstülpung, sie runden sich völlig ab und nehmen damit die Gestalt des Mutterkerns an (Fig. Z). Was die Structur des jungen Tochterkerns in diesem Stadium betrifft, so zeigt derselbe (Taf. 15, Fig. 18) entsprechend dem Bau der Kernplatten und ihren spätern Veränderungen in seinen peripheren Partien radiär angeordnete Chromatinfäden, während die Kernmitte von zahllosen kleinern Partikeln erfüllt ist.

Bereits vor der völligen Abrundung der Tochterkerne findet man an ihrer Oberfläche eine zarte Membran ausgebildet. Dieselbe scheint jedoch nicht gleich in ihrer ganzen Ausdehnung zur Entstehung zu kommen, sondern zuerst an den nach aussen gerichteten glatten Flächen der Kernplatten aufzutreten, während die einander zugekehrten Seiten noch längere Zeit eine scharfe Begrenzungslinie vermissen lassen.

Ueber die weiteren Umwandlungen der Structur des Kerns, die schliesslich zur Rückkehr desselben in das Ruhestadium führen, kann ich mit wenigen Worten hinweggehen, sie stellen eine Wiederholung der ersten Prophasen in umgekehrter Reihenfolge dar. Mehr und mehr verdicken sich die Chromatinfäden, es treten unregelmässig geformte Anschwellungen und Verschmelzungen auf, auch die fein vertheilten Chromatinmassen des Kerncentrums lagern sich zu grössern Partikeln zusammen, und so entsteht zunächst das fein spongiöse Stadium. Aber dieser Zustand geht bald vorüber, allmählich wird das Balkenwerk des Chromatingerüsts immer dicker und weitmaschiger, die Structur der centralen Kernpartien immer gröber, bis endlich die für den ruhenden Aulacanthenkern charakteristischen Verhältnisse, von denen wir bei unserer Betrachtung ausgingen, erreicht sind (Taf. 15, Fig. 19).

Im Vorstehenden habe ich, um den Gang der Darstellung nicht zu häufig und zu lange zu unterbrechen, mich in der Hauptsache darauf beschränkt, einfach den Verlauf der Theilungsvorgänge zu schildern; ich möchte aber auf einzelne Punkte hier noch einmal kurz zurückkommen. Ueber die bläschenförmigen Einschlüsse und das Verhalten der Centrankapselöffnungen während der Theilung soll in den folgenden Abschnitten der Arbeit Näheres berichtet werden.

Unter den mannigfachen Formen der Karyokinese, die wir bei den Protozoen antreffen, ist auch der, im Einzelnen allerdings wieder grosse Verschiedenheiten zeigende, in einem wichtigen Punkte jedoch der typischen Mitose sich anschliessende Theilungsmodus, bei dem es zur Ausbildung fadenförmiger, sich der Länge nach spaltender Chromatinabschnitte kommt, keine ungewöhnliche Erscheinung. Was speciell die Radiolarien betrifft, so sind unter ihnen derartige Theilungsvorgänge bisher jedoch nur bei *Aulacantha* bekannt geworden; aber auch primitivere Formen der Mitose sind innerhalb dieser Protozoenabtheilung mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen worden. Zwar beschreibt MITROPHANOW (95) bei coloniebildenden Radiolarien (*Collozoum*) eine Art der Kerntheilung, die er als eine abgekürzte Mitose anspricht, doch kann ich MEVES (96) darin nur beistimmen, dass ein in derartig einfacher Weise wie in dem geschilderten Falle verlaufender Process, wo weder Chromosomen noch eine Spindel zur Ausbildung gelangen, diese Bezeichnung wohl kaum verdient. Andererseits deuten jedoch gewisse Angaben BRANDT's (85, p. 26) und Beobachtungen, die ich selbst bei coloniebildenden Radiolarien gemacht habe, darauf hin, dass bei diesen Formen gleichfalls eine, wenn auch ziemlich einfache, Art der mitotischen Kerntheilung vorkommt.

Aber auch bei *Aulacantha* sind trotz der Aehnlichkeit der Theilungsvorgänge mit den bei der typischen Mitose sich abspielenden Erscheinungen in mancher Beziehung eigenartige Verhältnisse zu constatiren. Zunächst ist die bedeutende Zahl der Chromosomen hervorzuheben. Mir ist kein anderes thierisches oder pflanzliches Object mit fadenförmigen Kernsegmenten bekannt, das solche in annähernd gleich grosser Menge wie *Aulacantha* aufzuweisen hätte. Bei *Actinosphaerium eichhorni*, das ich noch mehrfach zum Vergleich heranzuziehen haben werde, ist die Zahl der Chromosomen ebenfalls eine sehr beträchtliche; R. HERTWIG (98) hat dieselbe auf etwa 150 ermittelt, aber diese Ziffer bleibt hinter der bei *Aulacantha* zu beobachtenden Chromosomenmenge doch noch weit zurück, indem hier die Zahl 1000 auf jeden Fall noch bedeutend zu niedrig gegriffen sein dürfte. Es ist übrigens bei

der letztern Form gar nicht einmal möglich, die Anzahl der Chromosomen auch nur mit einiger Genauigkeit festzustellen, schon deswegen nicht, weil bei der Ungleichartigkeit der einzelnen Fadenstücke nicht recht zu entscheiden ist, was als Chromosom zu zählen sein würde. Allerdings sind Schwankungen in der Länge der Chromosomen auch sonst schon, und zwar sowohl im Thier- wie im Pflanzenreiche beobachtet worden, so hat MEVES (97) bei der heterotypisch verlaufenden ersten Reifungstheilung der Spermatocyten von *Salamandra maculosa* eine deutlich ausgesprochene Verschiedenheit in der Grösse der Fadenabschnitte festgestellt, von denen einzelne zwei- oder gar dreimal so lang wie andere waren. Noch bedeutendere Längendifferenzen hat STRASBURGER (00) bei den Chromosomen in den primären Kernen der Pollenmutterzellen von *Funkia sieboldiana* angetroffen, doch wird auch der letztere Fall durch die bei *Aulacantha* bestehende Verschiedenheit offenbar noch in den Schatten gestellt.

Dass die Zahl der Kernsegmente bei unserm Object durchaus keine constante ist, hob ich schon hervor. Dieses Verhalten steht gleichfalls nicht vereinzelt da, indem in neuerer Zeit auch in den Geweben der Pflanzen vielfach beträchtliche Unterschiede hinsichtlich der Menge der Chromosomen nachgewiesen worden sind. Nur scheint mir bei *Aulacantha* wiederum der Grad der Schwankungen ein besonders hoher zu sein.

Viel Aehnlichkeit zeigen einzelne der bei *Aulacantha* vorkommenden Kernstructuren mit denen gewisser Zustände des Kerns von *Ceratium hirundinella*, wie sie von LAUTERBORN (95) während der Theilung bei dieser Form beobachtet wurden. Man vergleiche beispielsweise Fig. 9 (Taf. 14) dieser Arbeit mit der fig. 4 (tab. 12) LAUTERBORN's oder fig. 5 der LAUTERBORN'schen Untersuchungen mit meiner Fig. 11 (Taf. 15). Doch ist bei *Ceratium hirundinella* der ganze Theilungsvorgang ein unendlich viel einfacherer; es kommt überhaupt zu keiner Längsspaltung der Chromatinfäden, die hier einfach im Aequator durchgetrennt werden und nun nach den Polen zu auseinander rücken, wobei jeder Tochterkern die Hälfte eines Fadens erhält. Bei *Aulacantha* wurde dagegen eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen beobachtet. Was den letztern Vorgang betrifft, so ist ein derartiger Process an und für sich durchaus nichts Unbekanntes, doch lassen ihn die nähern Umstände in unserm Falle als etwas Besonderes erscheinen. Eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen ist während der Reifungsperiode der Geschlechtszellen bei verschiedenen Thierformen (*Ascaris*, *Salamandra*) beobachtet

worden; auch aus dem Pflanzenreich sind zahlreiche Beispiele für diese Erscheinung bekannt geworden, die hier bei der ersten Kerntheilung in den Pollen- und Sporenmutterzellen sowie bei der Entwicklung des Embryosackes festgestellt wurde¹⁾. Im Einzelnen vollzieht sich bei den genannten Objecten die zweite Spaltung zu sehr verschiedener Zeit; bald wird sie schon in den Prophasen sichtbar, bald tritt sie während der Metaphasen oder auch erst zur Zeit der Anaphasen in die Erscheinung. Aber auch in denjenigen Fällen, wo die zweite Spaltung gleich nach der ersten sehr frühzeitig erfolgenden angelegt wird und darin eine Annäherung an die bei *Aulacantha* zu beobachtenden Verhältnisse besteht, kann von einer Aehnlichkeit zwischen den Vorgängen hier und dort doch nur in einem sehr beschränkten Maasse die Rede sein, denn bei allen den Zellen der vorerwähnten Art steht die zweite Längsspaltung der Chromosomen mit einer zweiten Theilung der Zelle im Zusammenhang. Diese schliesst sich zwar unmittelbar an die erste Theilung an, so dass für die Tochterkerne das Ruhestadium unterdrückt wird, aber doch erst während des zweiten Theilungsschrittes werden die Spaltheften der Tochterchromosomen von einander getrennt und auf die Enkelkerne vertheilt.

Näher würde es vielleicht gelegen haben, die Verhältnisse bei *Noctiluca* zum Vergleich heranzuziehen, wo nach ISHIKAWA's Angaben (94a) während der Sporenbildung zwei unmittelbar auf einander folgende Spaltungen sich an den Chromosomen vollziehen. Aber ganz abgesehen davon, dass auch in diesem Falle die zweite Chromosomenspaltung erst dem nächsten Theilungsact zu Gute kommen würde, soll nach neuern Untersuchungen von CALKINS (99) bei diesem Vorgang überhaupt gar keine doppelte Theilung der Chromosomen stattfinden, sondern die durch eine einfache Spaltung entstandenen Tochterchromosomen als einheitliche Fäden in den zweiten Theilungsprocess eintreten. Auch jede spätere Theilung des Kerns soll durch eine besondere Spaltung der Chromosomen eingeleitet werden.

Bei *Aulacantha* kann über die doppelte Längsspaltung der Kernsegmente kein Zweifel bestehen, eben so wenig wie darüber, dass die beiden Spaltungen einem und demselben Theilungsvorgange angehören. Hier wird die zweite Längsspaltung schon während der Prophasen sichtbar, wo sie im unmittelbaren Anschluss an die erste auftritt.

1) Bezüglich der einschlägigen Literatur vergl. HAECKER (99, Capitel über Reductionstheilung) und STRASBURGER (00).

Die zweitheiligen Tochterfäden treten vollkommen getrennt in die Bildung der Aequatorialplatte ein, ja, man findet in diesem Stadium bisweilen die Spalthälften derselben bereits weit aus einander gerückt; wenn nicht, so erfolgt die Trennung der Enkelfäden sicher zu Beginn des Tochterplattenstadiums. Nachdem die Kernplatten aus einander gewichen sind, bilden sie sich zu den Tochterkernen um, die, ehe sie zu einer neuen Theilung schreiten, vollkommen in den Ruhezustand zurückkehren. Eine Complication erfahren die Verhältnisse bei *Aulacantha* durch die Einschaltung eines zweiten Knäuelstadiums, das auf die Trennung der Tochtersegmente folgt, sich aber von dem ersten durch die veränderte Gestalt des Kerns leicht unterscheiden lässt. Bei der Bildung der Tochterplatten verbleiben die beiden Spalthälften jedes Tochterchromosoms auf der ursprünglich von ihnen eingenommenen Seite. Ob bei der Bildung der Aequatorialplatte die Spalthälften eines Mutterchromosoms stets auf verschiedene Seiten vertheilt werden, vermag ich nicht zu entscheiden.

Da das angestrebte Endziel nur eine einfache Theilung ist, so ist es schwer, die Bedeutung dieser complicirten Processe für den Organismus einzusehen, denn die Möglichkeit, dass es sich bei der zweiten Längsspaltung der Kernsegmente um eine Vorbereitung für spätere Theilungsvorgänge handle, ist hier durch die Einschaltung eines Ruhestadiums vollkommen ausgeschlossen.

Während der Uebergangszeit vom zweiten Knäuelstadium zur Aequatorialplatte verschwindet bei *Aulacantha* die Kernmembran. Früher neigte man der Ansicht zu, dass regelmässig bei der Mitose der Protozoenkerne die Kernmembran erhalten bleibe, und auch in neuern Schriften, so in HENNEGUY's „Leçons sur la cellule“, begegnet man dieser Auffassung. Die Untersuchungen haben zwar gezeigt, dass in der genannten Thiergruppe zweifellos als Mitosen zu bezeichnende Theilungsvorgänge unter Erhaltung der Kernmembran verlaufen, aber eine Verallgemeinerung dieser Befunde wäre, wie unser Fall lehrt, sicherlich verkehrt. Uebrigens ist auch bei der Theilung anderer Protozoen, so von SCHAUDINN (96a), bei Heliozoen, speciell bei *Acanthocystis aculeata*, das Verschwinden der Kernmembran während der Mitose festgestellt worden, ebenso konnte CALKINS (99) neuerdings bei *Noctiluca miliaris* gelegentlich dieses Vorgangs eine partielle Auflösung der Kernmembran beobachten.

Von der Ausbildung einer eigentlichen Kernspindel kann bei *Aulacantha* — wenigstens, wenn man dabei die hoch entwickelten Gebilde der Art im Auge hat, wie sie sich bei den vielzelligen Orga-

nismen und auch einzelnen andern Protozoenformen finden — nicht die Rede sein. Immerhin wird man, wie ich glaube, bei unserer Radiolarienart den Ausdruck „Spindel“ mit dem gleichen Recht anwenden können, wie sich BRAUER (94) und R. HERTWIG (98) desselben für die ganz ähnliche Bildung bei *Actinosphaerium eichhorni* bedient haben. Wie nach HERTWIG's Darstellungen bei der genannten Heliozoenart, so sind auch bei *Aulacantha* nicht deutlich getrennte Faserzüge entwickelt, sondern die Faserung zeigt eine mehr oder minder netzartige Ausbildung. Allerdings weiss KARAWAIEW (95) in seiner Schilderung des Tochterplattenstadiums von einer derartigen faserigen Structur überhaupt nichts zu berichten; er giebt an, dass zwischen den Kernplatten die Vacuolen fehlen und dass das Protoplasma hier ein „homogenes Aussehen“ zeige. In dieser Weise sind auch die Verhältnisse in der seinen russisch geschriebenen „Beobachtungen über Radiolarien“ beigefügten Abbildung (tab. 6, fig. 5) dargestellt, doch ist auf der erwähnten Figur ausserdem auch noch die hellere Färbung dieser Partie gegenüber den umgebenden Endoplasmamassen zum Ausdruck gebracht.

Diese Verschiedenheit unserer Angaben ist zum Theil offenbar darin begründet, dass in vorgeschritteneren Stadien, gerade so wie HERTWIG (98, p. 13) dies für *Actinosphaerium* hervorhebt, auch bei *Aulacantha* die Faserung zwischen den aus einander rückenden Tochterplatten sich mehr und mehr verwischt, dergestalt, dass es späterhin „schwer fällt, zu entscheiden, ob man noch von Spindelfaserung reden kann“. Zum Theil ist aber auch wohl in der Anwendung verschiedener Fixierungsmittel die Ursache der abweichenden Resultate zu suchen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass in Folge der schon erwähnten lösenden Wirkung des Eisessigsublimat-Gemisches die faserige Structur deutlicher hervortritt, als es den natürlichen Verhältnissen entspricht; dass sie aber vollkommen ein Kunstproduct sein sollte, glaube ich um so weniger annehmen zu sollen, als bei *Actinosphaerium* ganz ähnliche Verhältnisse beobachtet wurden, auch ist vielleicht aus dem Auftreten einer zellplattenartigen Bildung bei *Aulacantha* ein Rückschluss auf das thatsächliche Vorhandensein der Faserung gestattet.

Wenn ich einerseits auf die Aehnlichkeit in der Beschaffenheit der Spindel bei *Aulacantha* und *Actinosphaerium* hingewiesen habe, so ist doch andererseits hervorzuheben, dass in dem Vorhandensein von „Polplatten“ und „Plasmakegeln“ bei letzterer Form nicht unwesentliche Unterschiede gegeben sind. Derartige besondere Bil-

dungen werden bei *Aulacantha* vermisst, wie ja hier auch die Kernmembran bei der Theilung nicht erhalten bleibt. Die an der Aussen-
seite der Kernplatten sich findenden Scheiben von hellerem, faserigem
Protoplasma dürften nur als die polaren Partien der Kernspindel zu
deuten sein. Merkwürdig ist nur, dass nach der Trennung der Tochter-
platten die in Rede stehenden Scheiben sich nicht abflachen, sondern
in gleichbleibender Dicke mit aus einander weichen (vgl. Fig. 11 u.
12 auf Taf. 15).

Ueber das Vorkommen zellplattenartiger Bildungen, wie eine solche
bei *Aulacantha* während der Theilung zur Entwicklung kommt, liegen
bei Protozoen verschiedene Beobachtungen vor. Bei *Actinosphaerium*
eichhorni wurde eine Art von Zellplatte von GRUBER (83) und HERT-
WIG (84, 98) beschrieben. Hier erscheint dieselbe nach den neuern
Untersuchungen des letztgenannten Forschers als eine im Aequator
der Spindel zwischen den Kernplatten auftretende Unterbrechung oder
Auflockerung des Fasergerüsts. Bei der Heliozoenart *Acanthocystis*
aculeata wurde von SCHAUDINN (96a) an der betreffenden Stelle „eine
dunklere und stärker färbbare Platte“ bemerkt. Auch in andern
Protozoengruppen wurden Gebilde der Art, zum Theil zwar in ziemlich
rudimentärer, zwischenkörperähnlicher Beschaffenheit beobachtet, so
von R. HERTWIG (77), PLATE (86) und BALBIANI (95) bei *Spirochona*
gemmipara, von LAUTERBORN (95) bei *Ceratium hirundinella*, von EIS-
MOND (97) bei *Glaucoma scintillans*, von SIEDLECKI (98, 99) und
SCHAUDINN (00) bei Coccidien. Allerdings sind schwerlich alle bei
Protozoen beobachteten zwischenkörperartigen Bildungen in gleicher
Weise als Rudiment einer Zellplatte zu deuten. In keinem Falle hat
sich bisher eine vollkommen ausgebildete Zellplatte bei Protozoen nach-
weisen lassen. Dies hängt offenbar damit zusammen, dass bei den
genannten Organismen während der Kerntheilung meistens die Kern-
membran erhalten bleibt. Bei *Aulacantha* jedoch, wo ein derartiges
Hinderniss fehlt, wo die Substanzen des Kerns in directe Beziehung
zu dem umgebenden Protoplasma treten, erreicht diese Bildung einen
höhern Grad der Vollkommenheit. Die Dinge erinnern hier stark an
die von CARNOY (85) bei den Zellen von Arthropoden und von R. W.
HOFFMANN (98) bei andern Objecten (*Limax*, *Trutta salar*) beobachteten
Verhältnisse, wo gleichfalls eine am Rande gegabelte Zellplatte zur
Ausbildung gelangt, die unter der Oberfläche der Zelle einen auf dem
Querschnitt dreieckigen, bei der Theilung zu Grunde gehenden Proto-
plasmaring abgrenzt. Dass bei *Aulacantha* nicht gleich die ganze
Zellplatte in eine Theilungsmembran umgewandelt wird, erwähnte ich

schon. Die Durchschnürung der Centralkapsel geht hier ganz allmählich vor sich, indem zunächst nur die gegabelte Randpartie der Zellplatte eine membranöse Beschaffenheit annimmt und nur nach und nach die scharf einschneidende Furche weiter in die Tiefe vordringt.

Zum Schlusse möchte ich noch ganz kurz auf die Centrosomenfrage bei *Aulacantha* eingehen. Die Existenz von Centralkörpern ist bekanntlich bei mehreren Protozoenformen festgestellt worden. Bei *Noctiluca miliaris* wurden Centralkörper von ISHIKAWA (94) und CALKINS (99) nachgewiesen; SCHAUDINN (96a) beobachtete an *Acanthocystis aculeata*, dass bei der Theilung der Heliozoen das Centralkorn als Centrosoma functionirt; R. HERTWIG (98) sah bei den Richtungstheilungen von *Actinosphaerium eichhorni* Centralkörper auftreten. In einzelnen andern Fällen, wo keine eigentlichen Centrosomen vorhanden sind, vollzieht sich die Mitose unter Mitwirkung eigenthümlicher anderer Gebilde, die bei dem Theilungsact aber eine ähnliche Rolle wie die Centrosomen spielen. Bei *Aulacantha* werden Bildungen dieser Art zwar vermisst, man könnte jedoch möglicher Weise auf den Gedanken kommen, dass hier die zahlreich an den äussern Enden der Spindel gelegenen und stark färbbaren Körnchen (vgl. besonders Fig. 34 u. 35 auf Taf. 18) die fehlenden Centrosomen verträten und ihrerseits einen richtenden Einfluss auf die Chromosomen während des Auseinanderrückens der Tochterplatten ausübten. Diese Annahme läge vielleicht nicht so ganz fern, wenn man in Betracht zieht, dass bei *Noctiluca* nach ISHIKAWA (94a) sich an Stelle der Centrosomen gelegentlich eine Anzahl kleiner Körper finden, die sich bezüglich der Färbbarkeit wie jene verhalten, und ebenso in gewissen Stadien bei *Actinosphaerium* die Centrosomen ähnliche Bilder darbieten.

Noch mehr als an diese Beispiele aus dem Kreise der Protozoen wird man durch die bei *Aulacantha* bestehenden Verhältnisse an Beobachtungen erinnert, wie sie an den Richtungsspindeln von *Ascaris*, *Heterocope*, *Cyclops* und andern Formen gemacht worden sind. Auch bei pflanzlichen Objecten sind ähnliche Dinge beschrieben worden. Es handelt sich in diesen Fällen um die Ausbildung tonnen- oder garbenförmiger Spindeln, die nicht in einem Punkte, sondern mit breiten Flächen endigen und hier eine grössere Anzahl neben einander liegender, dunkel färbbarer Körnchen aufweisen. Ich möchte wegen der Aehnlichkeit mit *Aulacantha* besonders die Befunde von FAIRCHILD (97, tab. 13, fig. 4—6) bei einem Pilze, *Basidiobolus ranarum*, hervorheben, während ich bezüglich der übrigen Literatur auf einen Aufsatz HAECKER's (97) über die Fortpflanzungsvorgänge bei Thieren und

Pflanzen verweise. Die erhaltenen Bilder sind dahin gedeutet worden, dass man es in den einzelnen Fällen mit einer vielpoligen Spindel zu thun habe, und man hat auch in Erwägung gezogen, dass die stärker färbbaren Körnchen möglicher Weise Centrosomen darstellen. Eine Uebertragung dieser Auffassung auf die Verhältnisse bei *Aulacantha* scheint mir bei der vorhandenen Uebereinstimmung nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen zu sein, wenngleich man hier eine starke Verwischung des ursprünglichen Zustandes der Spindelfaserung annehmen müsste.

Eine bemerkenswerthe Erscheinung, auf die schon HAECKER (97) hingewiesen hat, ist es, dass die Tonnen- oder Garbenform der Spindel, wie sie bei den Reifungstheilungen von Metazoen und Metaphyten angetroffen wird, in ähnlicher Weise allein „bei den Theilungsvorgängen der Einzelligen und Thallophyten, und zwar hauptsächlich wieder bei den ‚vorbereitenden‘ Theilungen“ zur Beobachtung gelangt. Als Beispiele hierfür werden der erwähnte Pilz *Basidiobolus* und von Protozoen *Actinophrys* angeführt, wo nach SCHAUDINN (96b) bei der Richtungskörperbildung eine an den Polen mit breiter Fläche endigende Spindel angelegt wird.

Es ist vielleicht kein Zufall, dass bei *Aulacantha*, wo der Theilungsprocess schon in anderer Hinsicht gewisse Anklänge an die Vorgänge bei den Reifungstheilungen zeigt, auch das Verhalten der Spindel an die bei letztern beobachteten Verhältnisse erinnert. Wollte man aus diesen Thatsachen Schlüsse ziehen, so könnte man zu der Annahme gelangen, dass die complicirten Erscheinungen bei der Theilung von *Aulacantha*, die doppelte Längsspaltung der Chromosomen, die Wiederholung des Knäuelstadiums, mit der Unterdrückung eines Geschlechtsactes in Beziehung ständen. Andererseits ist aber bei den Protozoen die Mannigfaltigkeit in den Kerntheilungsvorgängen eine so grosse, dass bei dem heutigen Stande unserer Kenntniss über die Berechtigung einer derartigen Auffassung schwer zu entscheiden ist.

b) Die bläschenförmigen Einschlüsse des Endoplasmas.

Im Vorstehenden war wiederholt von eigenthümlichen bläschenartigen Bildungen die Rede, die zur Zeit der ersten Längsspaltung der Kernsegmente in einem Theil der Vacuolen des Endoplasmas auftreten. Es wurde bezüglich dieser Gebilde bemerkt, dass sie sich im weitem Verlauf der Vorgänge zu einem Ring in der oralen Hälfte der Centralkapsel vereinigen und später eine einheitliche

Masse unterhalb der Hauptöffnung bilden. Dabei war jedoch hervorzuheben, dass das Vorkommen dieser Einschlüsse bei den auf die Längsspaltung des Chromatinfadens folgenden Stadien durchaus kein regelmässiges ist, dass dieselben hier vielmehr in der Mehrzahl der Fälle vermisst werden, während sie zur Zeit der Spaltung, wie es scheint, nie fehlen. Es würde nunmehr noch erübrigen, der Frage näher zu treten, welches die Natur, die Herkunft und das Schicksal dieser Bildungen sein möge.

KARAWAIEW, der diese Einschlüsse bereits beobachtet hat, beschränkt sich darauf, ihr Vorkommen zu constatiren, indem er bemerkt, dass ihre Bedeutung ihm unbekannt geblieben sei. Auch ich muss bekennen, dass ich mich vergeblich bemüht habe, Sicheres über diese Bildungen in Erfahrung zu bringen, also nur Vermuthungen hier zu äussern vermag.

Als zweifellos sehe ich zunächst an, dass die Bläschen einen Bestandtheil oder ein Product des Organismus selbst darstellen. Als feststehend glaube ich auch annehmen zu dürfen, dass es sich bei denselben nicht um Zellen handelt, wie KARAWAIEW dies einmal andeutet; ihr Verhalten scheint mir entschieden gegen diese Ansicht zu sprechen.

Bei der Frage nach der Herkunft der Bläschen könnte nur der Kern und das Endoplasma in Betracht kommen. Dass die Einschlüsse aus Theilen des erstern entstünden, darf wohl sicher nicht angenommen werden, denn in diesem Falle wäre zu erwarten, dass sie sich zunächst in den mehr central gelegenen Partien des Endoplasmas zeigten, während man sie in Wirklichkeit gleichzeitig in diesen und den peripherischen auftreten sieht. Dagegen lassen die Befunde nur die Deutung zu, dass das Endoplasma, resp. seine Vacuolen, die Bildungsstätte der in Rede stehenden Einschlüsse sind. Erwähnung verdient noch die Thatsache, dass zwischen den Bläschen und den in den Vacuolen sich findenden „Fettkörnchen“ eine Beziehung, dergestalt, dass die letztern beim Auftreten jener verschwänden, nicht existirt. Vielmehr trifft man beide Bildungen neben einander innerhalb derselben Centralkapsel an, nur habe ich nicht bemerkt, dass beide Arten von Einschlüssen auch in einer und derselben Vacuole vorkommen.

Mit einiger Wahrscheinlichkeit dürfte sich nach den bisherigen Beobachtungen auch über das Schicksal der Einschlüsse urtheilen lassen. Wie schon weiter oben ausgeführt wurde, verschwinden die Bläschen zu ganz verschiedener Zeit, bald sind sie schon während

der Abflachung des Kerns, wie sie bei der Bildung der Aequatorialplatte beobachtet wird, nicht mehr nachzuweisen, bald trifft man sie noch kurz vor der Durchtheilung der Centralkapsel in ihrem Innern an, wohingegen sie jedoch in jungen Tochterkapseln gleich nach ihrer Trennung nie vorgefunden wurden.

Von den beiden Möglichkeiten, auf die sich das Verschwinden der Einschlüsse zurückführen liesse, dass dieselben nämlich entweder wieder aufgelöst oder von der Centralkapsel nach aussen entleert werden, halte ich die letztere für die wahrscheinlichere. Für diese Annahme spricht zunächst einmal ihre Anhäufung in der Nähe der Hauptöffnung, also an der Stelle, an welcher einzig und allein eine Ausstossung möglich erscheint. Vielleicht stammt der in Fig. 26, Taf. 16 dargestellte Schnitt, bei welchem sich von der Hauptmasse der Bläschen einzelne Ballen abgelöst und der Astropyle mehr genähert haben, von einem in der Entleerung seiner Endoplasmaeinschlüsse begriffenen Individuen her. Noch überzeugender sind Befunde, wie sie bei dicht vor der Trennung der Tochterkapseln stehenden Aulacanthien erhalten wurden, bei denen die Bläschen unmittelbar unter der Hauptöffnung und zum Theil sogar zwischen den Lamellen derselben gelagert angetroffen wurden.

Man sollte wohl schon von vorn herein erwarten dürfen, dass die Ausstossung so grosser Massen auch eine Verringerung des Volumens der Centralkapsel zur Folge hätte, und da thatsächlich der Durchmesser der letztern bei denjenigen Exemplaren, denen die Einschlüsse fehlen, nicht unbedeutend geringer ist als in den Fällen, wo solche vorhanden sind ¹⁾, so dürfte sich in dieser Thatsache eine weitere Stütze für unsere Annahme bieten.

Den sichersten Beweis für die Entleerung der Bläschen würde ihre Auffindung im Extracapsularium bilden. In der That beobachtete KARAWAIEW in einigen Fällen „in der Nachbarschaft des Phäodiums Massen von zusammengedrängten Bläschen (von einem Durchmesser 0,003—0,0035 mm) mit dünner lichtbrechender, aber wegen der Schrumpfung undeutlich begrenzter Membran. Manchmal

1) Dieser Grössenunterschied tritt deutlich bei einem Vergleich der Figg. 26 und 27 auf Taf. 16 mit den entsprechenden, gleichaltrigen Stadien auf Taf. 15 hervor. Bei den Textfiguren ist zu Gunsten eines gleichmässigeren Aussehens die Verschiedenheit der Grösse nicht zum Ausdruck gebracht worden. Bei Anwendung eines gleichen Maassstabes für alle Abbildungen würden die Figg. D, E, L, M, P Q, und T um $\frac{1}{5}$ grösser erscheinen.

schien es, dass 2 oder 3 Bläschen zusammen in eine secundäre Membran eingeschlossen wären. Es färbten sich weder die Membran der Bläschen noch ihr Inhalt“. Diese Angaben stimmen so gut auf die Einschlüsse des Endoplasmas, dass man schwerlich umhin kann, eine Beziehung zwischen beiden Bildungen anzunehmen. Auch KARAWAIEW spricht schon von einer „gewissen Aehnlichkeit“ zwischen denselben. Ich selbst habe die erwähnten Bläschen im Exoplasma nicht beobachtet, da ich grösstentheils isolirte Centralkapseln geschnitten habe, die die Möglichkeit einer genauern Orientirung boten. Gegen die Identität der intra- und extracapsularen Bläschen würde es meines Erachtens nicht sprechen, wenn KARAWAIEW die letztern, wie es augenscheinlich der Fall ist, bereits bei sehr frühen Kernzuständen, also schon zur Zeit der Spaltung des Chromatinfadens oder gar noch eher angetroffen hat. Im erstern Falle könnten die Bläschen gleich nach ihrer Entstehung aus der Centralkapsel entleert worden sein. Dann müsste man sie im intracapsularen Protoplasma vermissen, was nach KARAWAIEW's Angaben gelegentlich auch der Fall sein soll. Oder aber es könnte die Möglichkeit bestehen, dass die Bläschen im Exoplasma bereits von dem Mutterthier ausgeschieden worden und bei der Theilung auf das betreffende Individuum übergegangen waren. Dadurch würde sich alsdann ein eventuelles Vorkommen derselben bei den der Spaltung des Chromatinfadens voraufgehenden Stadien befriedigend erklären lassen.

Nach alle dem Gesagten möchte ich die Bläschen für eigenthümliche geformte Stoffwechselproducte halten, und zwar für Ausscheidungen, die sich während der Theilung, in einer bestimmten Periode, in der die Umsetzungen im Körper des Thieres vielleicht besonders lebhaft sind, bilden, und die sich zunächst in Vacuolen des Endoplasmas ablagern, um dann späterhin ausgestossen zu werden. Wo sich dieser letztere Vorgang nicht schon früher abgespielt hat, scheint sich das Thier der Einschlüsse stets bei Gelegenheit der Durchtrennung seiner Centralkapsel zu entledigen; hierauf deutet ihr Fehlen in jungen Tochterkapseln hin.

Eine Art von Bildungen, mit denen die im Vorstehenden beschriebenen Körperchen vielleicht gut verglichen werden könnten, wurden von RHUMBLER (94) bei *Saccammina sphaerica* M. Sars beobachtet und als Producte der regressiven Protoplasametamorphose, als Excretkörnchen, gedeutet. Die betreffenden Gebilde zeigen ein blasses Aussehen und besitzen bei einer Grösse von 0,0015—0,0046 mm eine kugelige Gestalt. Nach den Abbildungen, die RHUMBLER (tab. 24,

fig. 85 u. 89) giebt, scheint es hin und wieder, als ob dieselben noch ein dunkleres centrales Körperchen umschlössen. Gelegentlich findet man die Excretkörnchen von *Saccammina* zu grössern Ballen vereinigt, die in Vacuolen der Sarcodien eingelagert sind, und zwar scheint diese Art des Auftretens auch hier an ganz bestimmte Kernstadien gebunden zu sein. Später verschwinden die Haufen von Excretkörnchen aus dem Weichkörper, sie werden, wie RHUMBLER feststellen konnte, nach aussen entleert.

Ich möchte in diesen Angaben, die in mehrfacher Beziehung eine Uebereinstimmung zwischen den Protoplasmaeinschlüssen von *Aulacantha* einerseits und *Saccammina* andererseits erkennen lassen, eine Stütze für meine Ansicht über diese Gebilde bei ersterer Form erblicken.

c) Die Oeffnungen der Centralkapselmembran.

Untersucht man nach Ablauf der Theilungsvorgänge, und nachdem der Kern wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt ist, das junge Tochterthier, so findet man, dass seine Organisation in allen Theilen derjenigen des mütterlichen Individuums gleich ist. Dieses Ziel wird nicht durch eine einfache Theilung aller Körperbestandtheile und Vertheilung der Hälften auf die beiden sich bildenden Sprösslinge erreicht, vielmehr bedarf es auch gewisser Neubildungen. Hierbei sind vor allen Dingen die Nebenöffnungen zu nennen, von denen nach dem Gesagten bei der Durchschnürung der Centralkapsel je eine auf die Tochterkapseln übergeht, so dass die Wiederherstellung des frühern Zustandes bei beiden Individuen die Ausbildung je einer neuen Parapyle nöthig macht.

Schon zu der Zeit, da sich der Kern zur Bildung der Aequatorialplatte vorbereitet, indem er sich zu einem, nach Art einer Linse abgeflachten Körper umformt (Taf. 14, Fig. 8), ja, vielleicht sogar noch früher, wenngleich mir hier ein sicherer Nachweis nicht gelang, tritt die erste Anlage zweier neu entstehenden Nebenöffnungen auf. Die Lage derselben ist aus den Figg. 8 und 9, Taf. 14, sowie 12 und 13, Taf. 15, ersichtlich. Sie ist regelmässig die gleiche, und die bei den Abbildungen hervortretende Verschiedenheit ist nur eine Folge davon, dass die beiden erstern Figuren die betreffenden Schnitte von der aboralen Seite gesehen zeigen, während bei den zwei andern Figuren die Darstellung von der oralen Seite her erfolgt ist. Die beiden primären Nebenöffnungen würde man in einem dem aboralen Pole näher gelegenen Querschnitt in kreuzweiser Lage zu den in Bildung begriffenen

jungen Parapylen zu suchen haben, welche letztere etwa gleich weit vom oralen und aboralen Pole entfernt zur Ausbildung gelangen.

Die junge Parapyle erscheint in den ersten Stadien ihrer Entstehung in Gestalt eines minimalen, etwa hutförmigen Körperchens von $1-1\frac{1}{2} \mu$ im Durchmesser, das entweder dicht unter der Centrakapselmembran oder in einiger Entfernung von derselben in das Endoplasma eingelagert ist. Die nächste Umgebung des Körperchens zeichnet sich durch das Fehlen von Vacuolen sowie auch durch eine geringere Färbbarkeit aus, was die Auffindung dieser kleinen Gebilde in den Schnitten nicht unwesentlich erleichtert; ausserdem bemerkt man hin und wieder auch schon den Beginn einer radiären Anordnung der Protoplasmaalveolen, die aber erst auf spätern Stadien deutlicher in die Erscheinung tritt. Mit Eisenhämatoxylin lässt sich das Körperchen intensiv schwarz färben, und man erkennt alsdann gelegentlich in der Mitte desselben einen schmalen hellern Spaltraum, der den Eindruck erweckt, als ob die Bildung aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt sei. Wo das Körperchen vom Endoplasma rings umgeben war, fand ich seine Axe öfters unter schiefem Winkel auf die Centrakapselmembran zu gerichtet (Fig. AA).

Bald nach seiner Entstehung tritt das Körperchen, welches, wie ich schon jetzt bemerken will, die Anlage des Bulbus der Nebenöffnung darstellt, in bestimmte Beziehungen zur Centrakapselmembran. Nachdem das Hütchen zunächst fest an die letztere herangerückt ist (Fig. BB), entfernt es sich wieder von ihr, wobei es jedoch mit seinem Rande mit der Centrakapselmembran in Verbindung bleibt. Dieser Zusammenhang wird durch eine ringförmig ausgebildete Membran vermittelt, die zunächst ein kurzes, bei dem weitem Zurücktreten des Bulbus sich aber verlängerndes, röhrenförmiges Zwischenstück zwischen diesem und der Centrakapselmembran darstellt (Fig. CC u. DD). Am äussern Rande zeigt das Rohr eine deutliche Verdickung seiner Wandung.

Während dieser Vorgänge hat sich in dem von dem cylindrischen Aufsatz des Bulbus umgrenzten Theile der Centrakapselmembran eine Verringerung ihrer Dicke vollzogen. Die Dickenabnahme ist jedoch keine gleichmässige, sondern sie ist in der Mitte am stärksten, wo es schliesslich zu einer Durchbrechung kommt. Die entstandene Oeffnung, deren Rand eine bisweilen nicht unbeträchtliche Verdickung besitzt (Fig. EE u. FF), vergrössert sich im weitem Verlauf, während gleichzeitig wieder eine geringe Annäherung des Bulbus an die Centrakapselmembran in Folge von Verkürzung des Zwischenstückes statt-

findet. Ausserdem bemerkt man, dass nicht nur die Grösse des Bulbus zugenommen hat, sondern auch seine äussere Form eine etwas andere geworden ist, indem sie sich der Kugelgestalt mehr genähert hat.

Inzwischen scheint sich auch schon der Oeffnungskegel angelegt zu haben. Nach Allem, was ich gesehen habe, möchte ich glauben, dass derselbe aus einem dem Bulbus entspringenden Fortsatz hervorgeht, der in den spätern Entwicklungsstadien an der nach aussen gerichteten Seite des Bulbus sichtbar wird und bis in das Innere des letztern zu verfolgen ist (Fig. EE u. FF). Mit der Entstehung dieses Abschnitts ist die Parapyle in allen ihren Theilen angelegt, und es bedarf nur noch einer geringen Erweiterung der Oeffnung in der Centralkapselmembran sowie des Hervortretens des Oeffnungskegels über die Oberfläche derselben, um der jungen Bildung in allem Wesentlichen das Aussehen der alten zu verleihen.

Die Verkürzung des den Bulbus mit der Centralkapselmembran verbindenden röhrenförmigen Zwischenstückes kann so weit fortschreiten, dass es zu einem vollständigen Verschwinden desselben kommt und der Bulbus bis unmittelbar an die Membran der Centralkapsel heranrückt (Fig. B, S. 211). Sehr oft bleiben jedoch Reste der erwähnten Bildung vorhanden und bewirken ein etwas abweichendes Aussehen (Fig. GG u. HH).

Hinsichtlich der Beziehungen zwischen den Entwicklungsphasen der Nebenöffnungen und denen des sich theilenden Kerns sei hier erwähnt, dass der in Fig. BB dargestellte Zustand etwa zur Zeit der Aequatorialplatte erreicht wird. Nach Trennung der Tochterplatten findet man die jungen Parapylen ungefähr auf der Stufe von Fig. CC, während die in den übrigen Abbildungen bis Fig. FF wiedergegebenen Stadien auf die in Reconstruction begriffenen Tochterkerne entfallen. Vollkommen angelegt und wahrscheinlich auch schon functionsfähig fand ich die jungen Nebenöffnungen bereits in der Uebergangszeit zum fein spongiösen Zustand des Kerngerüsts, wie er auf das in Fig. 18, Taf. 15 dargestellte Stadium folgt. Nach Rückkehr des Kerns in den ruhenden Zustand ist kaum noch ein Unterschied zwischen der vom Mutterthier übernommenen und der neu gebildeten Parapyle zu bemerken.

Was den Bau der ausgebildeten Nebenöffnung betrifft, so habe ich dem Gesagten nur noch Weniges hinzuzufügen. Bezüglich des Oeffnungshalses ist auf eine kleine Abweichung von den Darstellungen R. HERTWIG's hinzuweisen, in dessen Abbildungen (79, tab. 10, fig. 7) dieser Theil als ein dünnwandiger, röhrenförmiger Aufsatz auf der



Fig. AA.

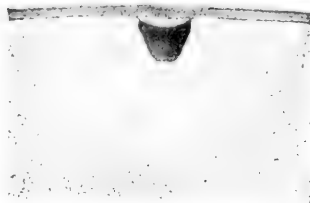


Fig. BB.

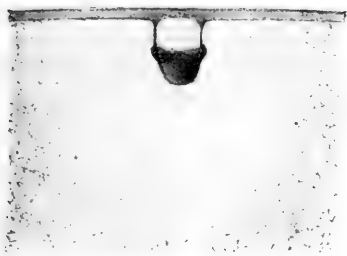


Fig. CC.

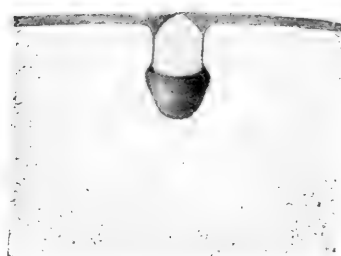


Fig. DD.

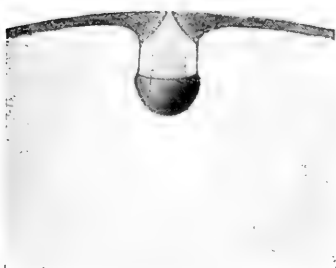


Fig. EE.



Fig. FF.



Fig. GG.

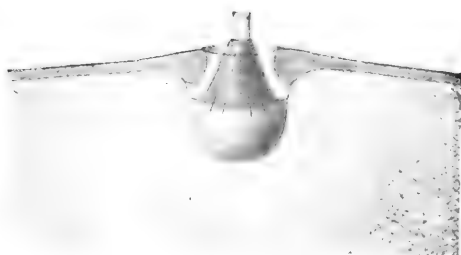


Fig. HH.

Oberfläche der Centralkapsel erscheint. Diesen Eindruck erhält man thatsächlich häufig, wenn man von oben her auf die Nebenöffnung sieht. Bei dem Material von *Castanidium*, das mir für frühere Untersuchungen (91) zur Verfügung stand und bei dem fast in allen Fällen die Centralkapselmembran an den Nebenöffnungen sich abgehoben hatte, war ich zu einer ähnlichen Auffassung wie HERTWIG gekommen. Bei *Aulacantha* unterliegt es jedoch keinem Zweifel, dass der Oeffnungshals von einer Verdickung der Membran gebildet wird, vergleichbar derjenigen, wie sie sich auch im Umkreis der Hauptöffnung findet. Bald erscheint sie als gelinde Anschwellung, die eine kaum merkliche Erhebung der Aussenfläche bewirkt (Fig. HH), bald ruft sie das Bild eines kleinen Hügels mit allmählich abfallenden Böschungen hervor (Fig. GG), in noch andern Fällen endlich kommt es zur Entstehung einer niedrigen, mehr ringartigen Umwallung in der Umgebung des Oeffnungskegels (Fig. B, S. 211). Bei den Nebenöffnungen von *Castanidium* werden bei der weitgehenden Uebereinstimmung im Bau dieser Gebilde, wie ich vermthe, die Verhältnisse ganz ähnlich liegen.

Der Bulbus besitzt bei den Parapylen von *Aulacantha* eine etwas mehr als halbkugelige Gestalt, oder er ist von schwach länglich runder Form, wobei seine kürzere Axe senkrecht zur Oberfläche der Centralkapsel steht. Der Durchmesser des Bulbus beträgt im Maximum 6μ und erreicht somit nur die Hälfte der bei *Castanidium variabile* beobachteten Grösse dieses Gebildes. An der dem Oeffnungskegel entgegengesetzten Seite bemerkte ich häufig, auch schon in jüngern Stadien, einen runden hellern Fleck, den ich für eine Oeffnung zum Durchtritt des Endoplasmas in den Bulbus und weiterhin in den Oeffnungskegel halten möchte. Eine grössere Zahl derartiger Poren, wie ich sie bei *Castanidium* gefunden habe, konnte ich bei *Aulacantha* nicht nachweisen; selbst die eine Oeffnung war nur in vereinzelt Fällen deutlich zu erkennen, doch dürfte das Vorhandensein eines derartigen Communicationsweges in allen Fällen wohl als wahrscheinlich angenommen werden.

Der Oeffnungskegel, in den sich der Bulbus nach aussen zu fortsetzt, lässt in seinem Innern einen Kranz von feinen Fibrillen erkennen. Diese verlaufen vom Bulbus her nach der Spitze des Kegels. Ihre Zahl ist bedeutend geringer als bei *Castanidium variabile* und dürfte 15 kaum übersteigen.

Hinsichtlich der Betheiligung der beiden Kapselmembranen, der Ecto- und Endocapsa, an der Bildung der Nebenöffnungen liegt die Sache augenscheinlich etwas anders, als HERTWIG annimmt. Nach

Ansicht des genannten Forschers soll der Oeffnungshals dadurch zu Stande kommen, dass die äussere Membran eine mehr oder minder hohe, ringförmige Erhebung bildet, an deren oberem Rande sie sich umschlägt, um in Gestalt eines feinen Häutchens die Innenseite des Kragens auszukleiden und am Grunde desselben mit der innern Membran zu verwachsen. Wie ich schon ausführte, dürfte das ganze Gebilde dagegen als eine einfache Verdickung der Membran, und zwar der äussern Schicht, der derbern Ectocapsa, aufzufassen sein.

Als einen Theil der Endocapsa fasse ich das in gewissen jungen Stadien der Parapyle stark entwickelte, später aber bis auf einen kleinen Rest oder gänzlich sich zurückbildende Zwischenstück auf, das den Rand des Bulbus mit dem Innenrand des Oeffnungshalses verbindet und das den Bulbus wie eine Einstülpung dieser Membran erscheinen lässt.

An der Bildung des Oeffnungskegels scheint mir weder die Ectocapsa, wie HAECKEL vermuthet und wie ich selbst früher angenommen habe, theilhaftig zu sein, noch auch die Ansicht HERTWIG's zuzutreffen, wonach dieser Theil eine Erhebung der innern Membran darstellt, vielmehr vermute ich nach den Befunden an *Aulacantha*, dass der Kegel ein Product des Bulbus ist.

Die radiäre Streifung unterhalb der Nebenöffnungen ist bei jungen Entwicklungszuständen derselben nur die Folge einer strahligen Anordnung der Plasmaalveolen in der Umgebung des Bulbus. Späterhin findet man hier zahlreiche feine Fibrillen entwickelt, die einerseits bis an die Oberfläche des Bulbus zu verfolgen sind, auf der andern Seite sich in dem Endoplasma verlieren.

Schon früher habe ich einmal die Möglichkeit hervorgehoben, dass es sich bei diesen Bildungen um contractile Fasern handle, deren Zusammenziehung ein Zurücktreten der Nebenöffnung von der Oberfläche, und damit ein stärkeres Ausströmen des intracapsularen Protoplasmas bewirke. Damals habe ich jedoch diese Annahme verworfen, da ich Gründe zu haben glaubte, an ihrer Richtigkeit zu zweifeln. Nach meinen neuern Untersuchungen will es mir dagegen scheinen, als ob die Thatsachen doch sehr zu Gunsten der erwähnten Auffassung sprechen.

Allerdings ist für die sichere Entscheidung dieser und anderer den Bau oder die Function der Nebenöffnungen betreffenden Fragen *Aulacantha scolymantha* nicht das geeignetste Untersuchungsobject, denn, wenngleich bei der genannten Form die Parapylen nicht gerade als klein zu bezeichnen sind, so besitzen doch viele andere Arten be-

deutend grössere Nebenöffnungen, deren Untersuchung weniger mühsam ist.

Das Verhalten der Hauptöffnung bei der Theilung ist in wenigen Worten geschildert. Am oralen Pole der Centralkapsel gelegen, wird sie bei der Durchschnürung derselben schliesslich ebenfalls in zwei Hälften zerlegt, von denen je eine auf die beiden Tochterkapseln entfällt, wo sich dann jede zu einer neuen Hauptöffnung entwickelt.

Der Zeitpunkt, auf welchem die Theilung der Astropyle stattfindet, ist ein sehr später. Bis zu dem Auftreten der Theilungsfurche ist keine Veränderung in dem Aussehen der Hauptöffnung bemerkbar, der Oeffnungshof (HERTWIG) oder das Operculum (HAECKEL) stellt nach wie vor einen gewölbten Deckel auf einer kreisförmigen, mit verdicktem Rande versehenen Oeffnung in der Kapselmembran dar. Erst wenn die Furche mehr in die Tiefe gedrunken ist, ändern sich diese Verhältnisse. Die Veränderung besteht darin, dass an den Seiten in der Ebene der Theilungsfurche der Rand des Deckels eine Verschiebung nach der aboralen Seite zu erfährt. So geht die runde Form des Deckels in eine mehr viereckige über. In Folge dessen bleibt auch der Rand des Operculums nicht in einer und derselben Fläche, sondern die in der Theilungsebene zusammenstossenden Hälften erscheinen schliesslich fast unter einem rechten Winkel gegen einander geneigt (Fig. X, S. 237). Am Rande des Deckels zeigt die Kapselmembran wie früher die charakteristische Verdickung.

Bei dieser Veränderung bleibt die Oeffnung in der Mitte des Operculums noch immer in Gestalt einer einfachen kurzen, kegelförmigen Erhebung bestehen, und ebenso behalten die Lamellen unter dem Oeffnungsdeckel ihre radiäre Anordnung um den Mittelpunkt bei. Erst ganz zum Schluss, wenn die Durchschnürung auch den oralen Theil ergriffen hat, ordnen sie sich um zwei neue Centren an, in denen die Oeffnungen sich bilden.

Die Haupttaxen der beiden jungen Tochterkapseln zeigen in Folge dieses Verlaufs der Theilung keine parallele Lage, sondern sie bilden in den letzten Phasen einen annähernd rechten Winkel mit einander.

Im Augenblick der Durchtrennung oder im unmittelbaren Anschluss an dieselbe führen die Tochterkapseln häufig, wenn nicht vielleicht immer, eine kleine Drehung in entgegengesetztem Sinne um den Mittelpunkt ihrer Haupttaxen aus, so dass bei der einen die Hauptöffnung mehr nach vorn, bei der andern mehr nach hinten gerichtet erscheint. In der Fig. Y, S. 239 ist dieses Verhalten nicht besonders zum Ausdruck gebracht worden.

d) Die extracapsularen Körperbestandtheile.

Die ausserhalb der Centralkapsel gelegenen Partien des Körpers spielen bei der Theilung nur eine untergeordnete, mehr passive Rolle. Nachdem die Tochterkapseln sich getrennt, rücken sie aus einander und bilden, wie es früher die Mutterkapsel gethan, jede für sich ein besonderes Centrum für die andern Körperbestandtheile. Diese theilen sich in zwei gleiche Hälften und gruppieren sich um die beiden neuen Mittelpunkte herum. Dabei handelt es sich nicht allein um die extracapsularen Protoplasma- und Gallertmassen, sondern auch die als Phäodion bezeichnete Einlagerung wird in zwei Haufen geschieden, deren jeder mit einer der beiden Tochterkapseln in die charakteristischen Lagebeziehungen tritt. Ebenso unterliegen auch die Bestandtheile des Skelets einer Vertheilung auf die beiden sich bildenden Tochterindividuen; die Radialstacheln wie die Tangentialnadeln sondern sich in zwei Gruppen, deren jede eine der jungen Centralkapseln zum Mittelpunkt hat. Der Verlauf dieser Theilungsvorgänge ist jedoch ein ganz allmählicher. Ehe es zur Trennung der beiden Individuen kommt, nimmt der Körper der *Aulacantha* zunächst eine länglich runde Form an. Später tritt alsdann eine deutlichere Sonderung der Hälften ein, indem dieselben sich mehr abrunden, um schliesslich in Gestalt zweier kleinern Kugeln aus einander zu fallen.

Da bei der Theilung die Zahl der Radialstacheln und ebenso die der Tangentialnadeln für das einzelne Individuum eine Reduction auf die Hälfte erfährt, so erwächst der jungen *Aulacantha* die Aufgabe, den Bestand ihrer Skeletstücke bis zur nächsten Theilung durch Neubildungen möglichst zu verdoppeln. Ueber die Art und Weise, in der dies geschieht, fehlen bisher alle Angaben. Nach meinen Beobachtungen werden die Skelettheile zunächst als häutige Ausscheidungen des Protoplasmas angelegt, die dann später durch Einlagerung von Kieselsäure in diese Grundsubstanz den Zustand der fertigen Skeletbildungen erreichen. Zwischen völlig verkieselten, ganz starren Stacheln findet man nämlich vereinzelt andere, die sich vor jenen durch ihre hochgradige Elasticität auszeichnen, die, ohne zu zerbrechen, eine starke Biegung oder selbst Knickung ertragen und die nach Aufhören des Druckes wieder ihre gewöhnliche gerade Gestalt annehmen. Auch bei andern Tripyleen, bei denen das Skelet nicht aus einzelnen Theilen besteht, sondern ein einziges zusammenhängendes Stück darstellt, wie bei den Challengeriden, traf ich ähnliche Verhältnisse an. Hier bewahrt das Gehäuse während der an dem Weichkörper sich abspielen-

den Theilungsvorgänge, und auch später, vollkommen seine Gestalt. Nach der Trennung der Tochterkapseln verlässt der eine der Sprösslinge durch die Schalenmündung das mütterliche Gehäuse, um selbst ein eigenes an seiner Oberfläche auszuschleiden. Dieses bietet sich dem Beobachter gleichfalls zunächst als zarte häutige Bildung dar, die die Härte und Festigkeit des ausgebildeten Skeletes auch erst durch Einlagerung von Kieselsäure erhält¹⁾.

Die Verkieselung gestaltet sich bei *Aulacantha* augenscheinlich zu einer ziemlich starken, denn ausser gegen Kieselsäure lösende Reagentien, wie beispielsweise Kalilauge, mittels der man in erwärmtem Zustande die Stacheln und Nadeln leicht zerstören kann, zeigen die röhrenförmigen Skelettheile dieser Art trotz ihrer dünnen Wandungen eine grosse Resistenz.

Uebrigens scheinen in Bezug auf den Kieselgehalt der Skeletbildungen unter den einzelnen Tripyleen-Familien bedeutendere Unterschiede zu bestehen. Dass bei diesen Formen, selbst da, wo man es nach den bisherigen Versuchen mit annähernd reiner Kieselsäure zu thun hat, die Beimengungen organischer Substanz doch noch so gross sind, dass sich hieraus allein das scheinbar völlige Fehlen der heut zu Tage so weit verbreiteten und in so grossen Mengen vorkommenden Tripyleen in fossilem Zustande²⁾ erklärte, ist möglich, aber nicht ohne Weiteres als feststehend anzunehmen, die ganze Gruppe könnte ja auch neuern Ursprungs sein.

Es kommt aber noch etwas Anderes hinzu. Auch die recenten Tiefsee-Ablagerungen zeigen sich ausserordentlich arm an Tripyleen. Diese Erscheinung ist sehr wohl dadurch zu erklären, dass bei vielen Arten,

1) Nach HAECKEL (62, 81) sollte auch bei einigen Acantharien die organische Substanz der Stacheln, das Acanthin, später verkieseln, doch hält sich HERTWIG (79) auf Grund seiner eigenen Untersuchungen zu der gegentheiligen Annahme berechtigt, dass nämlich den Arten der genannten Radiolariengruppe allgemein unverkieselte Skelete zukommen. — *Thalassosphaera morum* J. MÜLLER, bei der HAECKEL (62) gleichfalls das Vorhandensein von Anfangs aus organischer Substanz, später verkieselnden Skelettheilen nachgewiesen zu haben glaubte, kann hier nicht in Betracht kommen, da die betreffenden Bildungen sich bei genauerer Untersuchung als kalkige, von aussen stammende Einlagerungen herausgestellt haben.

2) Nur PANTANELLI u. DE STEFANI (80) erwähnen eine *Aulacantha* aus dem miocänen Tripel von Santa Barbera in Calabrien. Da jedoch weder eine Abbildung noch eine Beschreibung dieses Fundes gegeben wird, so ist leider nicht festzustellen, ob es sich bei demselben wirklich um die genannte Form handelt hat.

so auch bei sämtlichen Aulacanthiden, das Skelet aus lauter einzelnen, nicht fest mit einander verbundenen Stücken besteht, die bei dem Tode des Thieres vollkommen aus einander fallen, während die Skeletbildungen einer grossen Zahl anderer Formen, wie beispielsweise der Sagosphäriden, Aulosphäriden und Cannosphäriden, nach dem Absterben des sie stützenden Weichkörpers bei ihrer Zartheit und ihrer relativ bedeutenden Grösse einer Zertrümmerung leicht anheim fallen. In beiden Fällen wird alsdann aber eine sichere Erkennung der Herkunft der aufgefundenen Theilstücke nicht leicht sein.

Bei dieser Lage der Dinge würde zu erwarten sein, dass kleinere, festere Formen in den Ablagerungen des Meeresbodens sich erhalten zeigten. Thatsächlich wurden auch Challengeriden sowie Arten der Gattung *Cadium*¹⁾ in Grundproben vorgefunden. Es wäre eben nur die Frage, ob die Skelete dieser Formen für die Dauer den auf sie wirkenden zerstörenden Einflüssen widerstehen würden. Jeden Falls wären sie, wenn sie fossil vorkämen, nicht leicht zu verkennen. Vielleicht fördert eine genauere Durchforschung der ältern und neuern Formationen doch noch Angehörige unserer Radiolariengruppe zu Tage, was ich nach den bisherigen negativen Resultaten allerdings nicht für sehr wahrscheinlich halte.

Es dürfte hier der Ort dafür sein, auch noch etwas näher auf das Phäodium einzugehen, über dessen Natur die Ansichten bis jetzt noch sehr wenig geklärt sind.

In seiner ersten Monographie der Radiolarien beschreibt HAECKEL (62) das Phäodium als eine dunkle, meist schwarzbraun oder grünlich gefärbte Pigmentmasse, die zu einem Theil aus wahren, mit Farbstoffkörnern erfüllten Zellen, zum andern Theil aus amorphen Körnern von verschiedener Gestalt und Grösse bestehen soll. Dieselbe Auffassung vertritt HAECKEL auf Grund erneuerter eigener Untersuchungen, sowie einer von MURRAY (76, p. 536) über diesen Gegenstand gemachten Angabe auch später (87). Allerdings scheint HAECKEL's Ansicht hier nicht mehr ganz so fest zu stehen wie früher, denn in einem inzwischen veröffentlichten Aufsatz über die Phäodarien (79, p. 153) betont er sogar besonders, dass „die Phäodellen oder die grossen braunen

1) Die Zugehörigkeit des von BAILEY (56) aufgestellten Genus *Cadium* zu den Tripyleen habe ich bereits früher (92) nachgewiesen. Die Dictyochiden können weder hier noch unter den fossilen Tripyleen mitgerechnet werden, da sie, wie ich (91) festgestellt habe, keine Tripyleen, überhaupt keine Radiolarien sind.

Körner des Phäodium“ nicht als „echte Pigment-Zellen“, wie MURRAY angiebt, angesprochen werden dürften. Hiermit stimmt auch die den neuern Ausführungen HAECKEL's (87, p. 1535) hinzugefügte Bemerkung überein, dass er in auffallendem Gegensatz zu seinen sonstigen Beobachtungen auch vielfach nicht eine einzige kernhaltige Zelle im Phäodium auffinden konnte, sondern dieses sich nur aus unregelmässigen Pigmentkörnern zusammengesetzt zeigte. Die Angaben, die R. HERTWIG (79, p. 99) über das Phäodium macht, lassen keinen Zweifel darüber, dass dieser Forscher in demselben keine aus Zellen zusammengesetzte Bildung erblickt. Ihm schliesst sich KARAWAIEW (95) an, der bei seinen Untersuchungen an *Aulacantha* auch dem Phäodium besondere Aufmerksamkeit zugewendet hat und der eine genaue Beschreibung seiner Bestandtheile giebt.

Ebenso wenig enig wie über den Bau ist man sich hinsichtlich des physiologischen Charakters des Phäodiums. Während HAECKEL (87) die von HERTWIG (79) ausgesprochene Vermuthung, dass es sich hier hauptsächlich um „halb assimilirte Nahrungsbestandtheile“ handle, für weniger wahrscheinlich erklärt, zieht er selbst einige andere Möglichkeiten in Erwägung. So könne zunächst das Phäodium der Empfindung von Licht oder Wärme dienen. Diese Auffassung ist zwar nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen, da die dunkel gefärbte Masse wohl geeignet erscheint, Wärmestrahlen in höherm Grade zu absorbiren als die übrigen Körperbestandtheile, doch ist andererseits darauf hinzuweisen, dass zahlreiche Tripyleenarten, und unter ihnen auch *Aulacantha scolymantha*, offenbar in sehr geringem Grade nur von der Temperatur abhängig sein können, da sie sowohl in warmen als auch in kalten Meerestheilen angetroffen werden. Was die Lichtempfindung betrifft, so wird man sich gegenwärtig zu halten haben, dass eine nicht unbedeutende Zahl von Phäodarienformen ausschliesslich die lichtlosen grossen Tiefen der Oceane bewohnt, wo sie aus ihrem Besitz also keinen Vortheil zu ziehen vermöchten.

Eine andere Hypothese HAECKEL's bringt das Phäodium mit der Assimilation der Nahrung in Beziehung, wobei diesem Theile des Körpers die Wirkung eines verdauenden Ferments zugeschrieben wird. Ausserdem könne auch daran gedacht werden, dass das Phäodium zur Abtödtung oder Lähmung der Beutethiere diene, indem es einen ähnlichen giftigen Einfluss ausübe wie die Nesselzellen der Cnidarier. Als Stütze für erstere Annahme liesse sich allerdings die Anhäufung von Nahrungstheilen oder deren Resten zwischen den Phäodellen an-

führen, eine Erscheinung, die auch KARAWAIEW bestimmt hat, die Rolle, die das Phäodium spielt, in der Mitwirkung bei der Assimilation der Nahrung zu suchen. Mit weniger Recht dürfte dagegen wohl eine Theilnahme des Phäodiums an der Bewältigung der Beute, durch Aeusserung einer giftigen Wirkung, als wahrscheinlich angenommen werden. Man könnte eine derartige Bedeutung des Phäodiums vielleicht voraussetzen, wenn dasselbe den peripheren Partien des Körpers eingelagert wäre, wo es sogleich mit der Beute in Berührung gebracht werden könnte, während bei seiner mehr centralen Lage eine erfolgreiche Verwendung ausgeschlossen wäre, da die Bewältigung des Raubes doch nur den Pseudopodien zufallen würde.

Endlich hält HAECKEL es noch für möglich, dass die Phäodellen pflanzliche Symbionten der Tripyleen seien, einzellige Algen, die mit diesen Formen vergesellschaftet leben, ähnlich den bei andern Radiolarien sich findenden Zooxanthellen. Ganz abgesehen zunächst von den Verhältnissen des Baues der Phäodellen, würde gegen die Annahme ihrer pflanzlichen Natur das Vorkommen der sie beherbergenden Formen in Tiefen, wo alles vegetabilische Leben, soweit es wenigstens vom Lichte abhängig ist, dem Mangel an solchem erliegen muss, schwer ins Gewicht fallen.

Ehe ich weiter auf die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Phäodiums eingehe, möchte ich noch einige Bemerkungen über den Bau dieses Körpertheils machen. Der Widerspruch in den Angaben über diesen Gegenstand dürfte sich allein aus der schon ange deuteten Thatsache erklären lassen, dass das Phäodium keine einheitliche Bildung darstellt. Ich bin bei meinen Untersuchungen zu der Ueberzeugung gekommen, dass es sich bei den kernhaltigen Bildungen, die man im Phäodium vorfindet, nur um Nahrungstheile handelt, zu denen eventuell hin und wieder parasitäre Eindringlinge, möglicher Weise auch Symbionten, hinzukommen, jeden Falls aber nicht um Bestandtheile oder Erzeugnisse des Tripyleenkörpers selbst.

Die von aussen herrührenden Einlagerungen im Phäodium sind von sehr verschiedener Art. Eine nicht unwichtige Rolle spielen unter denselben die Diatomeen und andere einzellige Pflanzenformen. Ihnen gesellen sich die mannigfachsten thierischen Objecte zu, Protozoen aus verschiedenen Abtheilungen, besonders auch kleinere Radiolarienarten, Ballen von Copepodeneiern, Nauplien, ein- oder vielkernige Protoplastmalklumpen verschiedener Grösse, zusammengedrückte leere Membranen, deren Herkunft meist nicht mehr zu ermitteln ist, und ähnliche Dinge mehr. Erwähnt seien endlich auch noch kleinere und

grössere schwarze Brocken, die wie Kohlenpartikel aussehen. Die Art und Menge dieser verschiedenen Einlagerungen ist selbst bei den Individuen einer und derselben Art eine sehr wechselnde.

Offenbar haben diese Beimengungen des Phäodiums, unter denen gelegentlich einzellige Gebilde stark überwiegen mögen, zu der Ansicht von der zelligen Beschaffenheit der Phäodellen geführt.

Den Angaben KARAWAIEW's über den Bau der das Phäodium bei *Aulacantha* zusammensetzenden Massen habe ich nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Die Gestalt der Phäodellen ist eine ellipsoidische oder rundliche; ihre Grösse zeigt beträchtliche Schwankungen, indem der Durchmesser bei den kleinsten unter ihnen kaum $1\ \mu$ erreicht, während derselbe bei der überwiegenden Mehrzahl zwischen 6 und $10\ \mu$, bei manchen aber $20\ \mu$ oder noch mehr beträgt. Uebrigens ist die durchschnittliche Grösse der Phäodellen bei den einzelnen Individuen oft eine recht verschiedene. Die Structur der Phäodellen ist bald körnig, bald faserig, in andern Fällen zeigen sie einen geschichteten Bau oder sie erscheinen als vollkommen homogene Bildungen. Vielfach, und namentlich bei grössern Ballen, zeigte sich die äusserste Partie als eine besondere Hüllschicht differenzirt. Die Farbe ist eine ziemlich wechselnde. Neben fast ganz farblosen trifft man gelblich, braun oder grün gefärbte Phäodellen an. Im Allgemeinen herrscht jedoch die olivgrüne Färbung mit ihren verschiedenen grauen, gelben oder bräunlichen Tönen vor. Die Grundmasse der Phäodellen umschliesst ausser dunklern bis vollkommen schwarz erscheinenden Partikeln von verschiedener Grösse noch kleine helle, stark lichtbrechende Körnchen, Kügelchen und Stäbchen, die auch durch die angewandten Färbemittel nicht tingirt wurden. Die Menge dieser Einlagerungen ist eine sehr wechselnde, in manchen Phäodellen werden sie gänzlich vermisst. Ebenso finden sich die erwähnten Gebilde nicht ausschliesslich im Innern der Phäodellen, sondern auch isolirt zwischen denselben zerstreut.

Die eben geschilderten Bildungen, die unter Ausschluss der vorher erwähnten, von aussen stammenden und höchst wechselnden Beimengungen, ich möchte sagen, das eigentliche Phäodium, das Phäodium im engeren Sinne darstellen, in so fern, als sie den constanten, bei allen Tripyleen in ganz ähnlicher Weise entwickelten Theil desselben ausmachen, sind, wie ich schon andeutete, ein Erzeugniss des Radiolarienkörpers selbst. Es erscheint mir nicht überflüssig, diesen Punkt hier besonders zu betonen, nicht nur deswegen, weil diese Auffassung bei keinem der andern Autoren klar zum Ausdruck gekommen

ist, sondern vor allen Dingen, weil jeden Falls der Nachweis für ihre Entstehung innerhalb des Individuums bisher in keiner Weise erbracht worden war. Dagegen begegnet man überall dem Hinweis auf die einseitige Lagerung des Phäodiums vor dem die Hauptöffnung tragenden Theil der Centralkapsel, denn die Beziehungen dieses Körpertheils zur Astropyle sind unverkennbar. Bei meinen Untersuchungen glaube ich nun mit Sicherheit festgestellt zu haben, dass das Centralkapselinnere, und zwar das Endoplasma, die Bildungsstätte für die Substanz der Phäodellen ist.

Unter der Hauptöffnung und bis zwischen die radiären Lamellen vordringend beobachtet man, gelegentlich in grosser Menge in das Protoplasma eingelagert, kleine rundliche Körnchen, die hier eine dunklere, granulirte Stelle erzeugen. Der Durchmesser der Körnchen beträgt bei den kleinsten nur den Bruchtheil von $1\ \mu$, bei den grössern bis etwas über $1\ \mu$. Sie werden durch Farbstoffe nicht tingirt und zeigen oft einen matten, grünlichen Schimmer. Sucht man ausserhalb der Astropyle nach ähnlichen Gebilden, so findet man sie auch hier meist in beträchtlicher Zahl, und so übereinstimmend ist Grösse und Aussehen, dass an der Identität derselben kaum zu zweifeln ist. Ich nehme für bestimmt an, dass diese kleinen Kügelchen sich zusammenballen und auf diese Weise die grössern Phäodellen bilden.

Erwähnt sei hier, dass HERTWIG offenbar dieselben Körnchen unter der Hauptöffnung schon bemerkt hat (79, tab. 10, fig. 10), sie jedoch für Fettgranula hielt.

Wäre es möglich, den eben berichteten Befunden eine andere Deutung zu geben, so müsste der Nachweis richtiger Phäodellen im oralen Theil der Endoplasmamasse, wie ich sie bei einem Individuum von *Aulacantha* vorfand, jeden Zweifel zerstreuen. Sie unterschieden sich in nichts von den ausserhalb der Centralkapselmembran gelegenen Phäodellen. Ausser minimalen und, etwas grössern, in bedeutenden Mengen vorhandenen grünlichen Kügelchen fanden sich in diesem Falle einzelne umfangreichere Ballen, von denen der eine einen Durchmesser von $20\ \mu$ hatte; auch fehlten die dunklen Körnchen nicht, die in beträchtlicher Zahl meistentheils im Innern der Ballen, vielfach aber auch ausserhalb derselben angetroffen wurden. Die grössern Phäodellen waren nicht direct vom Endoplasma umgeben, sondern in Vacuolen eingelagert.

Hier hatte also eine Zusammenballung der Phäodellen-Bestandtheile, die sonst erst ausserhalb erfolgt, schon im Innern der Centralkapsel stattgefunden.

Es bliebe endlich nur noch die Frage nach der stofflichen Beschaffenheit der Phäodellen und ihrer physiologischen Bedeutung zu erörtern.

KARAWAIEW hält die Grundmasse der Phäodellen für plasmatisch und spricht von Pigment, das bald in Gestalt von Körnchen in ihnen eingeschlossen, bald anscheinend in gelöster Form der Substanz beigemischt ist. Ueber die andern Einlagerungen der Phäodellen äussert er sich nicht weiter.

Die Auffassung des russischen Forschers bezüglich der Grundsubstanz kann ich nicht bestätigen. Die Aehnlichkeit mit dem Plasma ist nach meinen Untersuchungen keineswegs so bedeutend, wie KARAWAIEW angiebt, so zeigen sich zunächst einmal zum Unterschied vom Protoplasma die Phäodellen fast vollkommen indifferent gegen Farbstoffe. Noch mehr aber spricht gegen die protoplasmatische Natur ihr Verhalten gegenüber verschiedenen andern Reagentien.

Bei Behandlung mit MILLON's Reagens, wobei die Aulacanthen im Uhrschalchen mit der genannten Flüssigkeit zusammen kurz erwärmt wurden, färbte sich die Centralkapsel intensiv roth, während die Masse des Phäodiums ihr gewöhnliches Aussehen behielt. Zwar fanden sich zwischen den Phäodellen auch einzelne rosa oder kräftiger roth gefärbte Klümpchen, doch wurden dieselben bei genauerer Untersuchung als Theile des extracapsularen Protoplasmas oder von aussen stammende Bestandtheile erkannt.

Um zu untersuchen, ob die Phäodellen durch Pepsin gelöst werden würden, setzte ich eine Anzahl von Aulacanthen der Einwirkung einer aus 0,15 g Pepsin, 100 ccm Wasser und 0,25 g Salzsäure bestehenden Verdauungsflüssigkeit aus. Nach mehr als 72 stündigem Digeriren bei einer Temperatur von 38—40° C war an den Phäodellen keinerlei Veränderung zu bemerken. Von den Bestandtheilen der Centralkapsel erwiesen sich Membran und Kern als äusserst resistent.

Nach Erhitzen mit concentrirter Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure zeigten die Phäodellen sich noch erhalten, wenn die Centralkapsel bereits längst zerstört war. Eine ähnliche Widerstandsfähigkeit dieser Gebilde wurde gegenüber der Einwirkung von Alkalien (Ammoniak, Kalilauge) beobachtet.

Auch Eau de Javelle, das in kürzester Zeit die Centralkapsel zum Verschwinden brachte, liess die Phäodellen, wie es schien, ganz unverändert. Bei alle diesem ist noch in Betracht zu ziehen, dass die Masse der einzelnen Phäodellen ganz bedeutend viel kleiner als die der Centralkapsel ist.

Hiernach wird kein Zweifel mehr darüber sein, dass es sich bei der Substanz der in Rede stehenden Bildungen nicht um Protoplasma handeln kann.

Zur weitem Charakterisirung des chemischen Verhaltens dieser Substanz sei hier noch erwähnt, dass dieselbe durch andere Mittel, wie Alkohol, Glycerin, Aether, Chloroform und Schwefelkohlenstoff, nicht gelöst oder sichtbar verändert wurde.

Den Phäodellen nicht unähnliche Gebilde sind auch bei andern Rhizopodenformen beobachtet und hier bald für Bestandtheile des Weichkörpers, die mit der Verarbeitung und Verdauung der aufgenommenen Nahrung zu thun haben, bald für Fortpflanzungskörper oder parasitäre einzellige Algen gehalten worden. Dieselben haben mithin fast die gleiche Deutung wie die Phäodellen der Tripyleen erfahren. Ihre wahre Natur, auf die ich gleich zurückkommen werde, ist zuerst von RHUMBLER (92) erkannt worden, dessen Angaben neuerdings durch SCHAUDINN (99) bestätigt worden sind.

Die Aehnlichkeit zwischen den Phäodellen und den eben erwähnten, von SCHAUDINN als „Sterkome“ bezeichneten Bildungen besteht vor allen Dingen in der bedeutenden Resistenz, die beide Arten von Einlagerungen gegen Säuren und Alkalien zeigen, doch erstreckt sich dieselbe auch auf andere Einzelheiten, wie Form, Grösse und Färbung.

Andererseits sind jedoch auch eine Reihe gewichtiger Unterschiede zu erwähnen. Abgesehen davon, dass nach dem, was RHUMBLER (93, 94) und SCHAUDINN (99) darüber berichten, die Sterkome sich nicht in dem Maasse indifferent gegen Farbstoffe zeigen wie die Phäodellen der Tripyleen, fehlen in den letztern auch alle jene Einschlüsse, wie Diatomeenpanzer, Spongiennadeln, Bruchstücke von Muschelschalen etc., die in den erstgenannten Bildungen in ganz ähnlicher Weise bei verschiedenen Formen von RHUMBLER und SCHAUDINN beobachtet wurden. Dieser Unterschied hängt mit der verschiedenen Entstehungsweise der in Rede stehenden Gebilde zusammen, denn die Sterkome werden offenbar einfach aus den aufgenommenen Schlickmassen des Meeresbodens, denen alle die erwähnten Einlagerungen entstammen, unter Hinzufügung mehr oder minder reichlicher Abscheidungen des Weichkörpers geformt. Eine solche Art der Entstehung könnte natürlich für die Phäodellen bei der pelagischen Lebensweise der Tripyleen von vorn herein schon gar nicht in Frage kommen.

Hierzu kommt ferner, und dies ist eine Folge der eben erwähnten Entstehungsart, dass die Sterkome, die SCHAUDINN „bei fast allen

schlammbewohnenden Rhizopoden in übereinstimmender Weise“ entwickelt fand, nach seinen Versuchen an *Trichosphaerium* nicht einen regelmässigen Bestandtheil des Organismus bilden, sondern bei Entfernung der Thiere aus dem Schlick und geeigneter Ernährung gänzlich aus ihrem Körper verschwinden¹⁾, wohingegen die Phäodellen der Triplyleen eine constante, für diese Radiolariengruppe ganz charakteristische Einlagerung im Extracapsularium darstellen, die nur bei gewissen Fortpflanzungsstadien, wie später zu zeigen sein wird, vermisst wird.

Der wichtigste Unterschied ist jedoch der, dass wir es auf der einen Seite mit Ballen unverdaulicher Nahrungsbestandtheile, also von aussen aufgenommenen Massen, im andern Falle aber mit einem Erzeugniss des Organismus selbst zu thun haben. So ähnlich diese Bildungen mithin in mancher Beziehung auch sein mögen, so sind sie doch, im Grunde genommen, von recht verschiedener Natur.

War durch die Beobachtungen, über die weiter oben berichtet wurde, festgestellt, dass die Grundsubstanz der Phäodellen ein Abscheidungsproduct des Triplyleenkörpers darstellt, so lag der Gedanke nahe, dass unter den Körnern verschiedener Art, wie sie theils im Innern der Phäodellen, theils zwischen ihnen angetroffen werden, auch Harnconcremente sich befinden möchten, um so mehr, als bei andern Protozoen Harnsäure thatsächlich nachgewiesen worden ist²⁾.

Aus diesem Grunde machte ich die Murexidprobe, doch war das Resultat ein negatives. Der nach dem Verdampfen der Salpetersäure verbleibende Rückstand zeigte statt der charakteristischen rothen Farbe den grünlich gelben Ton der Phäodellen, auch trat weder bei Zusatz

1) Bei der Foraminifere *Truncatulina* sollten schon nach einer frühern Angabe RHUMBLER's (92) die Schlickkugeln sich nur bei den vom Boden entnommenen Individuen finden, während die auf Bryozoen- und Hydrozoenstöckchen angetroffenen Exemplare derselben entbehrten. Später (93) hat dann derselbe Forscher berichtend hervorgehoben dass ein derartiger Unterschied nicht bestehe, dass vielmehr bei den einen wie den andern die betreffenden Ballen sich ausgebildet zeigten. Dieser Befund dürfte jedoch kaum im Widerspruch zu den Beobachtungen SCHAUDINN's stehen. Auch an dem letztgenannten Wohnort haben sich in diesem Falle offenbar noch genügende Detritismengen für die Bildung der Sterkome vorgefunden.

2) So von RHUMBLER (88, p. 560), dessen Versuche aber, wie schon von anderer Seite hervorgehoben worden ist, nicht ganz einwandfrei und beweisend sind, bei *Stylonychia*; von GRIFFITHS (89) bei *Amoeba*, *Vorticella* und *Paramaecium*; von SCHAUDINN (99) bei *Trichosphaerium*.

von Ammoniak noch von Kalilauge zu demselben die bei der Anwesenheit von Harnsäure zu beobachtende Farbenveränderung auf. Ich möchte diesen Versuch jedoch nicht für absolut beweisend gegen das Vorhandensein von Harnsäure halten, da es ja immerhin möglich ist, dass die Menge dieser Substanz so gering ist, dass die von den Phäodellen herrührende Färbung das Hervortreten des rothen Farbentons beeinträchtigte.

Wenn auch die genauere Untersuchung gezeigt hat, dass man die Bedeutung des Phäodiums in einer andern Richtung zu suchen hat als die frühern Beobachter annahmen, so will ich doch nicht unerwähnt lassen, dass ich von den verschiedenen Ansichten über diesen Punkt die von HAECKEL herrührende und später von KARAWAIEW vertretene Auffassung lange Zeit für die wahrscheinlichste gehalten habe, scheint doch der Umstand, dass die aufgenommenen Nahrungstheile alle an der einen Stelle, nämlich zwischen den Phäodellen angehäuft werden und man sie hier in den verschiedensten Stadien der Verdauung vorfindet, auf eine Mitwirkung dieser Gebilde bei der Assimilation der Nahrung hinzudeuten.

Da diese Annahme jedoch zur Voraussetzung hätte, dass die Phäodellen aus protoplasmatischer Substanz beständen, das Gegentheil aber thatsächlich der Fall ist, so war mit diesem Nachweis der ursprünglich geplante Versuch, ob sich vielleicht aus den Phäodellen einer grössern Zahl von Individuen ein Stoff würde extrahiren lassen, der die Wirkung eines der bekannten Enzyme aufwiese, überflüssig geworden.

Aufzuklären bliebe immerhin noch die Frage, warum die Triplyeen ihre Ausscheidungsproducte nicht regelmässig aus dem Körper entfernen, sondern dieselben im Extracapsularium anhäufen. Man wird unter diesen Umständen kaum umhin können, anzunehmen, dass diese Bildungen für den Organismus noch irgend eine Bedeutung besitzen. Sonst wäre es jeden Falls auch schwer verständlich, weshalb bei der Theilung jedem der Tochterindividuen eine Hälfte des Phäodiums mit auf den Weg gegeben wird und das Thier nicht diese Gelegenheit benutzte, um sich desselben als etwas Ueberflüssigen zu entledigen.

Man könnte vielleicht daran denken, dass die Anhäufung der Phäodellen die Schwimmfähigkeit des Organismus erhöhe. Dieser Annahme steht jedoch die Thatsache entgegen, dass das specifische Gewicht der Kügelchen grösser als das des Meerwassers ist. Ausserdem wäre es möglich, und dies scheint mir die plausibelste Erklärung,

dass die Bedeutung der Phäodellenaufspeicherung in der durch sie hervorgerufenen Oberflächenvergrößerung des Weichkörpers zu suchen ist. Diese Auffassung würde auch der Ansicht MEISSNER's (88) entsprechen, der die bei Rhizopoden vielfach zu beobachtende Erscheinung, dass Stoffe ohne Nährwerth im Protoplasma angehäuft und von dem Thier lange Zeit mit sich herumgeschleppt werden, mit der dadurch bedingten Oberflächenvergrößerung in Beziehung bringt, die ihrerseits Gasaustausch wie Ernährung begünstigt.

Literaturverzeichniss.

- BAILEY, J. W. (56), Notice of microscopic forms found in the soundings of the Sea of Kamtschatka, in: Amer. Journ. Sc. Arts, (Ser. 2) V. 22, 1856, p. 1—6, tab. 1.
- BALBIANI, E. G. (95), Sur la structure et la division du noyau chez la *Spirochona gemmipara*, in: Ann. Microgr., V. 7, 1895, p. 241—260 u. 289—312, tab. 1 u. 2.
- BORGERT, A. (91), Ueber die Dictyochiden, insbesondere über *Distephanus speculum*, sowie Studien an Phäodarien, in: Z. wiss. Zool., V. 51, 1891, p. 629—676, tab. 33.
- (92), Vorbericht über einige Phäodarien- (Triplyleen-)Familien der Plankton-Expedition, in: Ergebnisse d. Plankton-Exped., V. 1 A (Reisebeschreibung) 1892, p. 176—184, tab. 6.
- (96a), Zur Fortpflanzung der triplyleen Radiolarien (Phäodarien), in: Zool. Anz., V. 19, 1896, p. 307—311.
- (96b), Fortpflanzungsverhältnisse bei triplyleen Radiolarien (Phäodarien), in: Verh. D. zool. Ges. 6. Jahresversammlung zu Bonn, 1896, p. 192—195, 8 Textfigg.
- (97), Beiträge zur Kenntniss des in *Sticholonche zanclea* und *Acanthometriden* vorkommenden Parasiten (*Spiralkörper* FOL, *Amoebophrya* KÖPPEN), in: Z. wiss. Zool., V. 63, 1897, p. 141—186, tab. 8.
- BRANDT, K. (85), Die coloniebildenden Radiolarien (Sphärozoöen) des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 13, 1885.
- BRAUER, A. (94), Ueber die Encystirung von *Actinosphaerium eichhorni* EHRBG., in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894, p. 189—221, tab. 10—11.
- BÜTSCHLI, O. (76), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M., V. 10, 1876, p. 213—464, tab. 1—15.
- (80), Protozoa, in: BRONN's Class. Ordn. Thierr., Abth. 1—3, 1880—1889.
- CALKINS, G. N. (99), Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa, in: Journ. Morph., V. 15, No. 3, 1899, p. 711—772, tab. 40—42.

- CARNOY, J. B. (85), La cytodièrese chez les Arthropodes, in: *Cellule*, V. 1, fasc. 2, 1885, p. 191—440, tab. 1—8.
- EISMOND, J. (97), Zur Kenntniss des Zwischenkörpers, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 17, 1897, p. 336—339.
- FAIRCHILD, D. G. (97), Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum* EIDAM, in: *Jahrb. wiss. Bot.*, V. 30, 1897, p. 285—296, tab. 13—14.
- GRIFFITHS, A. B. (89), A method of demonstrating the presence of uric acid in the contractile vacuoles of some lower organisms, in: *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, V. 16, 1888—89, p. 131—135.
- GRUBER, A. (83), Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 38, 1883, p. 372—391, tab. 19.
- HENNEGUY, L. F. (96), *Leçons sur la cellule. Morphologie et reproduction.* Paris 1896.
- HERTWIG, R. (77), Ueber den Bau und die Entwicklung der *Spirochona gemmipara*, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 11 (N. F. V. 4), 1877, p. 149—187, tab. 10—12.
- (79), *Der Organismus der Radiolarien*, Jena 1879.
- (84), Ueber die Kerntheilung bei *Actinosphaerium eichhorni*, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 17 (N. F. V. 10), 1884, p. 490—518, tab. 9—10.
- (98), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichhorni*, in: *Abh. bayer. Akad. Wiss. 2. Cl.*, V. 19, Abth. 3, 1898, p. 633—734, tab. 1—8.
- HAECKEL, E. (62), *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria)*, eine Monographie, 1862.
- (79), Ueber die Phäodarien, eine neue Gruppe kieselschaliger mariner Rhizopoden, in: *SB. Jena. Ges. Med. u. Naturw.*, 1879, p. 151—157.
- (81), Entwurf eines Radiolariensystems auf Grund von Studien der Challenger-Radiolarien, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 15, 1881, p. 418—472.
- (87), Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger 1873—76, in: *Report sc. Res. Challenger*, Zool., V. 18, 1887.
- (88), *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria)*, eine Monographie, 3. und 4. Theil, Die Acantharien und Phäodarien, 1888.
- HAECKEL, V. (97), Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 17, 1897, p. 689—705 u. 721—745.
- (99), *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre*, Jena 1899.
- HOFFMANN, R. W. (98), Ueber Zellplatten und Zellplattenrudimente, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 63, 1898, p. 379—432, tab. 20—21.
- ISHIKAWA, C. (94a), Studies of reproductive elements. II. *Noctiluca miliaris* SUR.; its division and spore-formation, in: *J. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*, V. 6, part 4, 1894, p. 297—334, tab. 11—14.
- (94b), Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*, in: *Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B.*, V. 8, 1894, p. 54—69, tab. 3.

- ISHIKAWA, C. (99), Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*, in: J. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, V. 12, part 4, 1899, p. 243—262, 1 Taf. (war mir nicht zugänglich).
- KARAWAIEW, W. (95), Beobachtungen über die Structur und Vermehrung von *Aulacantha scolymantha* HAECK., in: Zool. Anz., Jg. 18, 1895, p. 286—289 u. 293—301. (4 Figuren im Text.)
- (96), Beobachtungen über Radiolarien, in: Schriften naturf. Ges. Kiew, V. 14, Heft 2, 1896. (Russisch, mit deutscher Tafelerklärung.)
- KEUTEN, J. (95), Die Kerntheilung von *Euglena viridis* EHRENB., in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895, p. 215—235, tab. 11.
- LAUTERBORN, R. (95), Protozoenstudien. I. Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M., in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895, p. 167—190, tab. 12—13.
- MEISSNER, M. (88), Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888, p. 498—516, tab. 34.
- MEVES, FR. (96), Zelltheilung, in: Ergebn. Anat. Entwgesch. MERKEL-BONNET, V. 6, 1896, p. 284—390.
- (97), Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikr. Anat., V. 48, 1897, p. 1—83, tab. 1—5.
- MITROPHANOW, P. (95), Note sur la division des noyaux de l'état végétatif chez les Sphérozoaires, in: Arch. Zool. expér., (sér. 3) V. 3, 1895, p. 623—627. (9 Figuren im Text.)
- MURRAY, J. (76), Preliminary reports . . . on work done on board the Challenger, in: Proc. Roy. Soc. London, V. 24, 1876, p. 471—544.
- PANTANELLI, D., e DE STEFANI (80), Radiolarie di Santa Barbera in Calabria, in: Atti Soc. Toscana Sc. nat., Proc. verb., V. 2, 1880, p. 59—60.
- PFITZNER, W. (82), Ueber den feinern Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns, in: Morph. Jahrb., V. 7, 1882, p. 289—311.
- PLATE, L. (86), Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1886, p. 175—241, tab. 6—7.
- RHUMBLER, L. (88), Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888, p. 549—601, tab. 36.
- (92), Eisenkiesablagerungen im verwesenden Weichkörper von Foraminiferen, die sogen. Keimkugeln MAX SCHULTZE's u. A., in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen v. J. 1892, No. 12, p. 419—428.
- (93), Eine Doppelfärbung zur Unterscheidung von lebenden Substanzen und von abgestorbenen oder anorganischen Substanzen nach ihrer Conservirung (im Anschluss hieran einige Mittheilungen über Rhizopoden), in: Zool. Anz., Jg. 16, 1893, p. 47 u. 57—62.
- (94), Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. II. *Saccamina sphaerica* M. SARS, I. Theil, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1894, p. 433—586, tab. 21—24.

- SCHAUDINN, F. (96a), Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage, in: Verh. D. zool. Ges., 1896, p. 113—130.
- (96b), Ueber die Copulation von *Actinophrys sol* EHRBG., in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1896, p. 83—89. (Figuren im Text.)
- (99), Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldi* SCHN., in: Anhang Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1899, p. 1—93, tab. 1—6.
- (00), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., 1900, p. 197—292, tab. 13—16.
- SIEDLECKI, M. (98a), Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la coccidie des tritons (*Coccidium proprium* SCHN.), in: CR. Soc. Biol., (sér. 10) V. 5, 1898, p. 663—665. (Figuren im Text.)
- (98b), Étude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche, in: Ann. Inst. PASTEUR, V. 12, 1898, p. 799—836, tab. 7—9.
- (99), Étude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata* SCHNEIDER, ibid. V. 13, 1899, p. 169—192, tab. 1—3.
- STRASBURGER, ED. (00), Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, in: Histolog. Beitr., Heft 6, 1900, tab. 1—4.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14—18.

Bei der Herstellung der Figuren, die sämtlich Schnitte oder Theile von Schnitten durch die Centralkapsel von *Aulacantha scolymantha* wiedergeben, gelangten ZEISS'sche Apochromate zur Verwendung; die Umrisse wurden in allen Fällen mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Von einzelnen Schnitten gelang es mir, gute Mikrophotographien in der für die Abbildungen gewählten Vergrößerung herzustellen, die beim Zeichnen der betreffenden Figuren zu Grunde gelegt werden konnten.

Ogleich die in Heliogravüre ausgeführte Reproduction der Bilder im Allgemeinen als eine vorzügliche bezeichnet zu werden verdient, treten doch bei einigen Figuren die Einzelheiten des Originals nicht oder doch nicht mit der vollen Deutlichkeit hervor. Dies ist beispielsweise der Fall mit der Spaltung der Chromosomen in den Figg. 7, 10 (Taf. 14), 24 (Taf. 16), 29, 30 und 32 (Taf. 17).

Tafel 14.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 300fach.

Fig. 1. Die Centralkapsel mit ruhendem Kern. Das Chromatin bildet ein grob spongiöses Gerüst mit radiärer Anordnung der Hauptbalken.

Fig. 2—5. Vier auf einander folgende Stadien des in Vorbereitung zur mitotischen Theilung begriffenen Kerns. Das Chromatingerüst wird immer feiner und dichter; die Balken lösen sich allmählich in dünne Fäden auf, die zunächst noch ihre radiäre Lagerung bewahren.

Fig. 6. Die Fadenmassen des Kerns haben sich zu einem Knäuel wirr durch einander geschlungen. Die Dicke des Fadens hat zugenommen.

Fig. 7. Es ist in Folge von Segmentirung des Fadens zur Entstehung einer grossen Zahl kürzerer Fadenabschnitte gekommen. Die Segmente stehen im Begriff, durch Längsspaltung in je zwei Tochterchromosomen zu zerfallen. Im Endoplasma sind die „bläschenförmigen Einschlüsse“ aufgetreten.

Fig. 8. Die Tochterchromosomen haben sich von einander getrennt und durch einander geschlungen. Der Kern hat sich zu einem linsenförmigen Körper abgeplattet. Die Kernmembran ist noch erhalten. (Zweites Knäuelstadium.)

Fig. 9. Die Fäden beginnen, sich zu entwirren und sich parallel zu einander, senkrecht zu den Seitenflächen des Kerns, anzuordnen. Die Kernmembran ist geschwunden.

Fig. 10. Die Umlagerung der Chromosomen ist vollendet; gleichzeitig sind dieselben von den beiden Seiten her mehr nach der Mitte zusammen gerückt. Die beiderseitig bis an die Membran der Centralkapsel heranreichende Aequatorialplatte besitzt eine windschiefe — daher auf dem Querschnitt S förmige — Gestalt.

Tafel 15.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 300fach.

Fig. 11. Die schon auf einem viel frühern Stadium angelegte zweite Längsspaltung der Chromosomen ist vollendet. Die Aequatorialplatte beginnt, sich der Fläche nach zu spalten. Bildung der Tochterplatten.

Fig. 12. Die Tochterplatten sind weiter aus einander gerückt. Die Chromosomen haben sich dichter zusammen gelagert, so dass die Platten nicht mehr bis an die Membran der Centralkapsel heranreichen.

Fig. 13. Die Entfernung der Tochterplatten von einander hat noch weiter zugenommen. Die Chromosomen haben sich verkürzt und sind mit ihren äussern Enden in eine Ebene gerückt. Zwischen den Tochterplatten tritt eine zellplattenartige Differenzirung auf.

Fig. 14. Die Tochterplatten beginnen, sich mit ihren Rändern nach aussen zu krümmen.

Fig. 15. Die Zusammenbiegung der Ränder ist stärker geworden. Die Theilung der Centralkapsel bereitet sich durch eine Streckung derselben in der Richtung der aus einander gewichenen Tochterplatten vor.

Fig. 16. Die Krümmung der Kernplatten ist noch weiter fortgeschritten. Von der aboralen Seite der Centralkapsel her dringt in der Ebene der zellplattenartigen Bildung eine Furche in das Innere vor.

Fig. 17. Die Ränder der Tochterplatten haben sich bis auf eine kurze Entfernung einander genähert. Die Höhlung im Innern stellt nur noch eine kleine, von Endoplasma erfüllte Einbuchtung dar. Die Theilungsfurche ist weiter in die Tiefe vorgedrungen, so dass die Hälften der Centralkapsel nur noch im oralen Theil mit einander im Zusammenhang stehen.

Fig. 18. Tochterkapsel einige Zeit nach der Trennung. Der Kern hat sich vollkommen abgerundet. Die Chromatinfäden zeigen eine radiäre Anordnung.

Fig. 19. Der Kern ist in den Ruhezustand zurückgekehrt. Das Chromatin bildet ein grob spongiöses Gerüst.

Tafel 16.

Fig. 20. Theil des grob spongiösen Chromatingerüsts eines ruhenden Kerns. Die Masse zeigt ein blasiges Aussehen, die Oberfläche ist rau. Vergr. 900fach.

Fig. 21. Detail zu Fig. 6 (Knäuelstadium), besonders dichte Stelle. Vergr. 900fach.

Fig. 22. Detail zu Fig. 7, Chromosomen in Längsspaltung, Bildung der Tochterchromosomen. Vergr. 900fach.

Fig. 23. In Spaltung begriffener Chromatinfaden, von der Fläche und im Querschnitt gesehen. Stärker vergrößert. Vergr. 1800fach.

Fig. 24. Detail zu Fig. 8 (zweites Knäuelstadium). Es hat sich bereits die zweite Längsspaltung angelegt, durch welche die Tochterchromosomen in die Enkelchromosomen zerlegt werden. Vergr. 900fach.

Fig. 25. Querschnitt durch den oralen Theil einer Centralkapsel im Stadium von Fig. 8. Bläschenförmige Einschlüsse im Endoplasma einen Ring in der Nähe der Hauptöffnung bildend. Vergr. 300fach.

Fig. 26. Junges Tochterplattenstadium (etwas späterer Zustand als Fig. 11). Orale Hälfte der Centralkapsel mit bläschenförmigen Einschlüssen, die hier nicht auf einen Ring beschränkt sind, sondern sich ausserdem auch noch in einer Anzahl von Vacuolen in der Nähe der Hauptöffnung finden. Vergr. 300fach.

Fig. 27. Späteres Stadium der Tochterplatten (etwa Fig. 13 entsprechend). Die Chromosomen sind in Folge unzureichender Fixirung mit einander zu einer einheitlichen Masse verklebt. Die Einschlüsse im Endoplasma bilden einen einzigen dicken Ring in nächster Nähe der Hauptöffnung. Vergr. 300fach.

Fig. 28. Bläschenförmige Einschlüsse bei stärkerer Vergrößerung als in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 900fach.

Tafel 17.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 900fach.

Fig. 29. Die aus der ersten Längsspaltung hervorgegangenen und selbst schon wieder längs gespaltenen Tochterchromosomen sind im Begriff, sich zur Aequatorialplatte zusammen zu lagern (vgl. Fig. 9).

Fig. 30. Stadium der Aequatorialplatte (vgl. Fig. 10). Die Chromosomen sind ziemlich weitläufig angeordnet und zeigen einen deutlichen Längsspalt.

Fig. 31. Gleiches Stadium wie vorige Figur. Die Kernplatte ist in Folge der Kürze der Chromosomen besonders dünn. Die Längsspaltung der Chromosomen ist stark fortgeschritten, es ist bereits zu einer vollkommenen Trennung der Spalthälften gekommen.

Fig. 32. Gleiches Stadium wie Fig. 30 u. 31. Die Chromosomen liegen ausserordentlich dicht. Ihre Dicke ist sehr gering und eine Spaltung nur schwach erkennbar.

Tafel 18.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 900fach.

Fig. 33. Beginnende Trennung der Tochterplatten (vgl. Fig. 11). Die äussere Begrenzung der Platten ist noch eine sehr unbestimmte.

Fig. 34. Etwa das gleiche Stadium wie vorige Figur. Die Chromosomen zeigen jedoch eine dichtere Lagerung, sowie eine geringere Länge und Dicke.

Fig. 35. Etwas späteres Stadium. Die weiter aus einander gerückten Tochterplatten haben stellenweise die zwischen ihnen gelegenen Partien schon vollkommen frei gegeben. Die Aussenflächen der Platten weisen bereits eine etwas bestimmtere Begrenzung auf.

Fig. 36. Die Tochterplatten haben sich noch mehr von einander entfernt (vgl. Fig. 12). Es ragen nur noch vereinzelte Chromatinfäden bis zur Mitte des Zwischenraums oder darüber hinaus vor. Die Chromosomen sind mit ihren äussern Enden alle nahezu in dieselbe Ebene gerückt.

The Spermatogenesis of *Peripatus (Peripatopsis) balfouri* up to the Formation of the Spermatid.

By

Thos. H. Montgomery jr., Ph. D.,

Assistant-Professor of Zoology, University of Pennsylvania, Philadelphia, U. S. A.

With Plates 19—25.

Contents.

Introduction.

I. Material.

II. Structure of the male genital organs.

1. Testis.

a) Sheath of the testis.

b) Fibre-cells of testis.

c) Distal end of testis.

2. The seminal vesicle.

3. The vas deferens.

III. Spermatogonia and their mitoses.

1. Rest stage.

2. Mitosis up to the metakinesis.

3. Metakinesis.

IV. Anaphases of the last spermatogonic mitoses.

1. Early anaphases.

2. Synapsis stages.

3. Telophases.

V. Rest stage of the spermatocytes.

VI. Maturation mitoses.

1. Prophases.

a) Idiozome and centrosomes.

b) Nucleus.

2. Monaster stage of the 1st spermatocytes.

3. Metakinesis and dyaster of the 1st spermatocytes.

4. Second maturation mitosis.

5. Structure of the spermatozoon.

VII. The giant spermatogonia.

VIII. Number of chromosomes in cells not of the spermatogenic series.

IX. General part.

1. Relations of chromatin and linin; the chromosome concept; individuality of chromosomes.
2. Movements of the chromatin.
3. Polarity of nucleus and cell body.
4. The synapsis stage.

Literature list.

Explanation of plates 19—25.

Introduction.

The present study was undertaken with two main objects in view. First, to find whether or not *Peripatus*, which is generally held to be in the ancestral line of Insects, would show a type of spermatogenesis similar to that of Insects. And second, to determine whether in *Peripatus* there would be a clue to the mode of origin of that curious metamorphosed chromosome, first fully described by me for *Pentatoma*, and termed the chromatin nucleolus. My work has shown that *Peripatus* does not possess a chromatin nucleolus, so that the search for the first phylogenetic appearance of this body must be made upon other forms higher in the Arthropod series. But this study does show that the process of spermatogenesis in *Peripatus* is very similar to that of Insects. Further, *Peripatus* has proven to be a favorable object for cytological work in a number of ways, especially in the clearness in which it shows the series of changes of the synapsis stage.

This similarity of the spermatogenesis in Insects and *Peripatus* is an important one. It suggests the working hypothesis that comparative studies may lead to an understanding of the phylogeny of chromatin reduction and other fundamental cell phenomena; and that from such work it may yet be possible to deduce what may be termed a "cytological classification" of animal forms. Long and patient investigation will be necessary to test the validity of this hypothesis, for our present facts are too few to allow broad generalisation. But surely the time has come when the study of cytology can be brought more in touch with the broad field of comparative anatomy, and the two work together as one in the attempt to consummate the highest aim of zoological investigation, the expression of the facts of structure in terms of phylogeny.

The work done hitherto to express cellular phenomena phylogenetically has taken into account principally the centrosomes and central spindles. But I think that these structures are too readily

modified to form the basis for comparative generalisations, and that rather the more conservative elements of the cell, the chromatin and the linin connected with it, should be the object of research.

I. Material.

I wish to express here my hearty thanks to my old friend Dr. W. F. PURCELL of the Museum of Natural History, Cape Town, Africa, for his kindness in sending me the valuable material of *Peripatopsis*. Dr. PURCELL collected the material personally in the vicinity of Cape Town, and identified the species as *Peripatopsis balfouri* SEDGWICK. In his recent revision of the South African species of *Peripatidae*, Dr. PURCELL (1899) adopts POCOCK's genus *Peripatopsis* for most of the African species of the family, and following POCOCK, restricts *Peripatus* to the American forms.

The material at my disposal consisted of 32 whole testes (with their seminal vesicles, and proximal portions of their vasa deferentia). A few of these had been fixed for one hour in a concentrated aqueous solution of corrosive sublimate, with 2 % acetic acid; of the others, the majority were fixed in FLEMMING's osmic-chromic-acetic mixture, undiluted, for 24 hours, others in diluted solution of this fluid for the same length of time. The fixation of all these testes proved to be excellent, but for the cytoplasmic details the osmic mixtures proved the better. Also five ovaries (with the proximal portions of their oviducts) were sent me, and one of these contained an embryo; these had been preserved by the same methods.

All the ovaries were serially sectioned (sections of 6 μ thickness), and 20 out of the 32 testes. The stains which gave the best results were HEIDENHAIN's iron haematoxyline, and HERMANN's saffranine-gentian violet stain. The following were also employed as a control to the others, and in the endeavor to find a good stain for the linin structures¹⁾: FLEMMING's triple stain, the EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN stain, EHRLICH's haematoxyline with eosin, Lyon's blue, acid fuchsine in 50 % alcohol (in various combinations) and Kernschwarz.

1) I would suggest for the purpose of obtaining a good linin stain and chromatin stain simultaneously, the combination of iron haematoxyline and acid fuchsine; careful experiment with this method might produce a strong red stain for the linin, and a blue or black stain for the chromatin; some sharply differentiated stain like this is very much needed.

II. Structure of the Male Genital Organs.

BALFOUR (1883) has given a good figure of a dissection of these organs (tab. 20, fig. 43); this dissection was of either *P. balfouri* or of the closely-allied *P. capensis*. The testis (wrongly interpreted by BALFOUR as the prostate) lies proximally; it is a slender, worm-shaped organ of equal diameter throughout, but with a constriction at its distal end where it joins with the seminal vesicle (the latter erroneously regarded by BALFOUR as the testis). This vesicle is an ovoid or nearly globular sack, of much greater diameter than the testis; on the distal surface of the vesicle joins the proximal end of the vas deferens. In the preparations sent to me were only the testes, vesicles, and portions of the vasa deferentia; so that for the remainder of the apparatus I must give BALFOUR's description. The two long vasa deferentia join one another caudad: "The right vas deferens passes under both nerve-cords to join the left and forms the enlarged tube which, passing beneath the nerve-cord of its side, runs to the external orifice. The enlarged terminal portion possesses thick muscular walls, and possibly constitutes a spermatophore maker, as has been shown to be the case in *P. novae-zealandiae*, by MOSELEY. In some specimens a different arrangement obtains, in that the left vas deferens passes under both nerve-cords to join the right." Might not one of these arrangements be found to be typical for *P. capensis* and the other for *P. balfouri*, seeing that BALFOUR classed these two species as one? "In addition to the above structures, which are all described by MOSELEY, there are a pair of small glandular tubes, which open with the unpaired terminal portion of the vas deferens at the generative orifice."

The testes sent to me by Dr. PURCELL varied in size and came from individuals of different ages, but all of them, even the smallest, contained all the stages of spermatogenesis. In a note received from my friend Prof. WM. M. WHEELER of the University of Texas, he writes me: "Apparently the males of *P. eiseni* [a Mexican species] are sexually mature at birth."

1. The Testis.

The testis is that organ where the generations of the germ cells are found (Fig. 250, Plate 24). The earlier stages, the spermatogonia (*Sp.g*), are placed close to its periphery, the spermatocytes (*Sp. C*) and their mitoses (*M. D*) in the central axis (where there is always more

or less of a lumen; between these two zones lie the spermatocytes in stages leading up to the rest stage. Hence on a transverse section of the testis one may find any or all of these stages; and the distribution of the several stages in concentric zones is the same at the proximal end as in other portions of the testis. But few spermatisids are to be found in the testis: this is because at about the time of the beginning of the maturation divisions the spermatocytes round off, and thereby come (for the most part) to lie free in the axial lumen of the testis; and the second spermatocytes are generally propelled (probably by contractions of the muscular sheath of the testis) into the lumen of the seminal vesicle.

a) The Sheath of the Testis.

The envelope of the testis is composed of two inner muscle layers, and of an outer layer of nurse cells (Figs. 233, 234, 238, Plate 23).

The muscle cells (*M. C*) are arranged in an outer and a inner layer, separated by a narrow irregular space transversed by delicate non-nucleated fibrils (interstitial tissue), and filled with a structureless fluid (haemolymph).

In the outer muscular layer the fibrils run transversely, diagonally and longitudinally, but all parallel to the surface of the testis; they can be best seen on paratangential sections (Figs. 241, 242). Their nuclei (*M. N*) are flattened, large, more or less elliptical in surface outline, elongate when seen on cross section of the testis; they are rich in chromatin and contain one or two true nucleoli each. Each nucleus is imbedded in a finely granular mass of cytoplasm, from the periphery of which the contractile fibrils take their origin. Each cell has a considerable number of fibrils arranged in one plane. Each fibril is smooth, and appears almost homogeneous with a darker periphery and lighter core; there is no evidence of transverse striation even with intense iron haematoxyline staining. The fibrils are separated from one another by narrow spaces. To each cell there belong, accordingly, a number of fibrils which proximally are parallel to one another but distally diverge.

In the inner muscle layer the fibrils are also in a single layer, mainly transverse in their course, and usually thicker than those in the outer layer. Their fibres have the structure above described, but distally diminish in diameter by the gradual disappearance of the clearer core. I could find no clear cases of anastomoses or of branching of these fibres.

The outermost layer of the testicular sheath is composed of large, irregularly branched, much flattened cells, which do not form a closed layer, but which seem to touch one another only by the ends of their processes. They may be interpreted as nurse or yolk cells, providers of nutritive or yolk substances for the spermatogonia, as the following description will show (Figs. 233, 234, 238 *Yk. C*).

Each nurse cell is much flattened, with a very delicate, lightly-staining cytoplasmic structure, and an exceedingly delicate cell membrane. Surface views show them to be always irregular in outline (Figs. 235—237). The shape varies, in the same testis, from an irregularly spherical, in which case there is but little yolk substance in the cell, to an exceedingly irregular lobular, branching form, characteristic of those which contain the most yolk substance. Hence there would seem to be a direct physiological connection between the form of the cell and the amount of yolk substance contained in it: the cell is thinnest and most expanded when it has the most yolk. Since at one stage the form is not irregularly lobular, these cells must be considered amoeboid with the power of changing their form, possibly even they are not fixed in position but have the power of migrating about on the surface of the testis.

The nuclei of these cells are large with proportionately less chromatin those of the muscle cells. They are either disc-shaped, round or oval in outline, with one or two small nucleoli (Figs. 236, 237); or they are thicker, irregular in form, with a considerable number of irregular true nucleoli, the latter being often lobular (Fig. 235). The former type of nucleus is the one usually found. The irregular nuclei seem to be limited to those cells which have only a small amount or no yolk; and the two forms of nuclei seem to correspond to the two types of cells mentioned above. Though these nuclei are so often irregularly constricted, I could find no case which would speak positively for amitosis; and in one case I found a typical mitosis (Fig. 238).

With the safranine-violet stain the chromatin of these nurse cell nuclei stains usually violet, as is typical for chromatin in the rest stage. But sometimes (in the same section) it stains red throughout though there is no evidence of any stage of mitosis, and such nuclei might be considered degenerative; comparable to them then would be the similarly staining follicular testis cells in *Amphibia*.

The yolk substance (*N. Gl* Figs. 233, 236—240) in these cells is usually in the form of small spherules in the cytoplasm. These vary

somewhat in size, and usually are spherical; but sometimes they are larger, and then rod-shaped or oval in outline (Fig. 239); all these forms may occur in the same cell. And in the same cell, with iron haematoxyline or saffranine-violet, they may show all color gradations from an unstained condition to deep blue or violet. The most intensely stained spherules appear to be limited to those cells which are most irregular in form. Such different staining intensities undoubtedly represent different stages in their formation, different chemical states. In the cell in which they were most carefully examined, it was found that in general the most deeply-staining lay nearest the nucleus, the lighter-staining at the periphery of the cell. Now if it be the case that these yolk globules are derived from, or in some way acted upon by, the nucleus, which is probable even though I was unable to find any within the latter: then we might conclude that the deeply-staining globules lying nearest the nucleus represent earlier stages, and that the lightly-staining ones are later stages which have been carried to the periphery of the cell.

I have considered these cells as providers of yolk substance for the spermatogonia, since the yolk globules in the most peripheral spermatogonia are similar in size, form and color relations to those in the nurse cells (Fig. 1, Plate 19). Sometimes also yolk spherules are found in the space between the two muscle layers, which would speak for their migration out of the nurse cells. The nurse cells themselves are possibly derivatives of the haemolymph cells (*B. C.*, Fig. 234, Plate 23), though this point can be proved only on embryological examination: the haemolymph cells are much smaller, but contain irregularly lobular nuclei and different stages of deeply-staining globules which have a close resemblance to the yolk globules of the nurse cells. It would seem probable that the nurse cells might derive their yolk substance from the haemolymph cells; or perhaps more probable, that the nurse cells are haemolymph cells which have applied themselves to the surface of the testis, there increased greatly in volume, and so come to be providers of nutritive substances for the germ cells. On account of their position on the external surface of the testis they cannot be ascribed any genetic relation to the spermatogonia, so that in respect of their origin they cannot be homologized with the nurse cells of the ovaries of Insects.

b) The Fibre-cells of the Testis.

Within the testis are long, branching cells, which course more or less radially from the inner surface of its sheath to the axial lumen

(Figs. 244—246, Plate 24). The form of the cell is very variable: the greatest amount of the cytoplasm is in the vicinity of the nucleus, and from that region are given off long, branching fibres. The general shape of the cell is bipolar. Each such cell lies tightly wedged between the germ cells (spermatogonia, spermatocytes), with resultant irregular flattening and curvature. None of these cells showed any signs of division.

The nuclei (Figs. 244, 248) are of about the size of those of medium-sized spermatogonia, but may be readily and in all cases distinguished from them by their deeply-staining nuclear sap, and by their angular outlines; they have one or several more or less centrally placed nucleoli.

The cytoplasm has a very delicate structure, appearing sometimes finely granular, sometimes reticular, often vacuolar. In it lie long, smooth fibres (hence the name "fibre-cell") of various diameter (Figs. 244—246 *Fib*), which are brought out very sharply by iron haematoxyline staining, and are colored violet by HERMANN's stain. Without disassociation preparations, for which there was not sufficient material, it is difficult to follow the course of these fibres, for on sections only portions of them can be seen. The middle region of each fibre is the thickest, and probably it attenuates gradually at the ends, since in the proximal and distal portions of the cell the fibres appear thinnest. These fibres divide into smaller branches dichotomously (Figs. 245, 246); but whether those of different cells anastomose together could not be determined, since the membranes of these cells are so delicate that cell boundaries are difficult to distinguish. The course of each fibre is more or less parallel to that of the branch of the cell in which it lies; but sometimes a fibre curves back on its original course. There appear to be several of these fibres to a cell, and a larger number of finer branches. Though these fibres stain much more deeply than the muscle fibres or the testicular sheath, they may be contractile in function. These cells are attached firmly to the sheath of the testis, and their branches probably either anastomose or closely interlace near the axis of the testis; thus the cell would have two points of attachment, and its fibres by contracting might serve to narrow the lumen of the testis, thus supplementing the contraction of the testis sheath.

In the youngest testis examined these fibre-cells did not appear more numerous than in the oldest; with the gradual increase in size of the lumen of the testis (by the discharge of the spermatids into

the seminal vesicle), the fibre-cells become ruptured in the axis of the testis; but probably in very young testes, before any axial lumen has formed, the branches of these cells form a complete network throughout the testis. Wherever a tuft of spermatocytes is found projecting into the lumen of the testis, a fibre cell forms the supporting axis of such a tuft.

These cells were found particularly large at the proximal portion (Fig. 246) of the abnormal seminal vesicle (described below); and in some of the larger or these cells there were, each enclosed in a separate cytoplasmic vacuole, large deeply-staining globules (Fig. 246 *x*). It could not be determined whether these were normal secretions (which I very much doubt), or degeneration products (which would seem more probable), or foreign bodies (as e. g. yolk globules) which had become enclosed in these cells.

c) The Distal End of the Testis.

The distal end of the testis, where it connects with the seminal vesicle, is constricted (Fig. 251, Plate 24). In this region the muscular sheath is greatly thickened, and the separate muscle fibres (*M. C*) are much thicker. Further, the spermatogonia do not extend into this region, but in their place is found a layer of high, slender gland cells (*Gl. C*), which nearly fill out the axial cavity. In these gland cells is produced a thin, fluid, structureless secretion, which stains faintly with the EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN stain.

2. The Seminal Vesicle.

This is a dilated rounded sack, in the large lumen of which lie, tangled together, spermatozoa and spermatids in various stages of metamorphosis, and in much smaller number, stages from the late prophases of the first maturation division up to the spermatid; this is the best region to study these prophases, especially with regard to the change of form undergone in them, since they lie loosely in the fluid of the lumen and are not compressed together as they are in the testis. All these cells had formed within the testis, and then been discharged into the seminal vesicle; and on account of the comparative rarity of spermatids in the testis, it would seem that germ cells of the testis are propelled into the seminal vesicle at about the stage of the second maturation division. Apparently the complete metamorphosis of the spermatozoa, at least of most of them, is accomplished within the vesicle.

Like the testis, the wall of the vesicle (Fig. 243, Plate 24) consists of a layer of nurse cells (*Yk. C*) on the surface of a layer of intersecting muscle fibres (*M. C*). But the inner boundary of this wall is formed by an epithelium of large cells, apparently of glandular function judging by the vacuolated nature of their cytoplasm, and which probably produce the thin fluid filling the vesicle (*Gl. C. V*). At the proximal end of the vesicle these cells come into contact with the slender gland cells of the distal portion of the testis (Fig. 251); but these two kinds of gland cells do not seem to pass gradually into one another, though they possibly do so at an early ontogenetic stage. The cell boundaries of the much more flattened gland cells (Fig. 243) of the vesicle can be seen clearly only on paratangential section; their nuclei are huge, irregular in form and often with the nuclear membrane thickened at some points, thin at others (which demonstrates an active metabolic activity), and contain large true nucleoli of varying form and number.

In one single testis, and one only, and abnormal vesicle was present (*V* Fig. 247). This testis was attached at its distal end to a perfectly normal vesicle, but anterior to this there was a second vesicle (*V*) of elongate form as a bulging-out of the wall of the testis (*T*). The elongate axis of this vesicle was at right angles to that of the testis; and in this vesicle were spermatids and spermatozoa as in a normal vesicle. In all probability this vesicle should be regarded as having arisen as simple hernia of the testis, into which germ cells had lodged and there developed into spermatozoa.

3. The Vas Deferens.

The proximal end of the vas, where it joins the vesicle (Fig. 252), is constricted, and its inner boundary is formed by slender gland cells like those of the distal end of the testis; unlike that portion of the testis, this narrow glandular portion extends for a longer distance; in its wall the muscular layer is likewise thickened. On this constricted portion follows the wider portion of the vas, the wall of which (Fig. 249) has the same structure as that of the vesicle, namely an outer layer of nurse cells (like those of the testis), an intermediate layer of interlacing muscle fibres (*M. C*), and an inner epithelium of large flattened gland cells (*Gl. C*). On account of the similarity in structure of the wall of the vesicle and vas, we may conclude that the former has arisen as a differentiation of the latter.

In the lumen of the slender vas deferens are found long coils of interlacing spermatozoa in various stages of formation. No spermatophores were found in those proximal portions of the vasa examined by me.

III. The Spermatogonia and their Mitoses.

1. The Rest Stage.

The spermatogonia are cells polygonal in outline by reason of mutual contact, which form an ill-defined layer of from two to four or five cells in depth on the periphery of the testis, this layer bounded externally by the sheath of the testis (Fig. 1, Plate 19; Fig. 250, Plate 24, *Spq*). The spermatogonia of the same testis vary in size, and the smallest are found most peripherally. The nucleus (Figs. 1, 2, Plate 19; Fig. 233, Plate 23) is relatively enormous with regard to the amount of the cytoplasm, elongated in the smaller cells, rounded in the larger. The smallest cells are not found in every transverse plane of the testis, but appear to occur in isolated patches; between smallest and largest cells occur all intermediate stages; the nuclei of the smallest cells stain most deeply owing to the dense arrangement of the chromatin in them. The chromatin is occasionally arranged in the form of an apparently continuous reticulum (Fig. 2), but more frequently the arrangement is looser, scattered chromatin granules connected by linin fibres (Fig. 1). The nucleoli (*n*) stand generally in close contact with the chromatin reticulum, and seldom lie each in a clear zone; sometimes they are vacuolated. Usually they are nearly spherical in outline; but in numerous spermatogonia of one testis they were extremely irregular in form (Fig. 2), — angular, lobular, elongated and constricted: may these irregularities in form in different testes be referred to the different states of nutrition of different individuals? This conclusion has been made by WOLTERECK (1898) in a study of egg cells of Ostracods, and it might possibly apply also to *Peripatus*. The number of the nucleoli is quite variable, as the following count shows, made on resting spermatogonic nuclei from two testes; 38 nuclei contained each 1 nucleolus; 115 nuclei contained each 2 nucleoli; 121 nuclei contained each 3 nucleoli; 73 nuclei contained each 4 nucleoli; 42 nuclei contained each 5 nucleoli; 17 nuclei contained each 6 nucleoli; 7 nuclei contained each 7 nucleoli; 3 nuclei contained each 8 nucleoli; 1 nucleus contained 9 nucleoli; and one contained

10 nucleoli. These nucleoli are much more irregular in form, number and volume than those of the resting spermatocytes.

The cell membrane (Figs. 1—3) is more delicate than that of the nucleus, and the cytoplasm very delicately granular in appearance and faintly staining. Within the cytoplasm of many of the cells lie one or more spherical, usually deeply-staining yolk globules (*Yk. Gl*). These are less numerous, considerably larger, and show a greater staining intensity than those of the spermatocytes; but their appearance agrees with that of the globules in the nurse cells of the sheath of the testis.

I have not been able to find any centrosomes, idiozome substance or attraction spheres within the spermatogonia in the rest stage.

At no point in the testis are the spermatogonia arranged in rosettes or other groupings, such as is frequently the case in Insects. My observations give no points for deciding the position of the spermatogonia in very young testes, i. e. as to whether in an early stage they fill the entire lumen of the testis, or whether they are limited to the periphery.

2. Spermatogenic Mitoses up to the Metakinesis.

The point is a difficult one to decided, but two generations of spermatogonia appear to be present in the testis. As in the rest stage smaller and larger spermatogonia could be distinguished, so smaller and larger mitotic figures can be seen, the smaller figures being more peripheral. The difficulty lies in the fact that there are intermediate sizes between the largest cells and mitotic figures and the smallest. In both large and small mitotic figures we find the same number of chromosomes, and the structural changes in the pro-phases are the same. The smaller mitoses were found difficult to study, so that the following descriptions apply to the larger mitoses which undoubtedly, as the delineation will show, represent the last spermatogenic mitoses.

At the commencement of the prophase (Fig. 3, Plate 19) the chromatin gradually takes on a reticular arrangement, leading to the formation of a spirem. The linin threads thus gradually become hidden or masked by the chromatin. Then, and while the nucleus increases in volume, the chromatin loops gradually become all of approximate thickness, and take on the stains characteristic of pure nucleic acid. So by gradual degrees the stage of the "dense spirem" is attained, with the slender, nearly smooth chromatin loops at the

periphery of the nucleus (Figs. 4, 5). In most cases it is seemingly impossible to count the number of these chromatin loops. But in one nucleus (Fig. 4) I could determine positively that not more than three were present, and in others that the number of the loops was certainly much less than the definitive number of chromosomes. Accordingly it would seem very probable that at an early stage a continuous chromatin spirem is formed.

The nucleoli persist only through the dense spirem stage.

The loose spirem stage (Figs. 6—13) is reached when the chromatin loops have become shorter and thicker, as well as smoother and denser. Concomitantly occurs a segmentation of the chromatin into the separate chromosomes. In the arrangement of the chromatin in the loose spirem stage a particular polarity of the nucleus can be observed very clearly: viewed from one pole the chromatin loops are seen terminally (Fig. 4), viewed from another surface of the nucleus they are seen laterally (Figs. 5, 6, 8). Previously the chromatin spirem had coursed through the nucleus more or less in the form of a zig-zag, with sharp angles (Figs. 4, 5); these angles are situated at what may be termed the pole side of the nucleus, and it is at these angles that the segmentation separating the thread into individual chromosomes takes place (Figs. 8, 9, 12). When the nuclear membrane disappears and the achromatic spindle is forming, the chromosomes appear to take up more irregular positions, thus it is difficult to determine, and indeed I could not determine, whether an axis connecting the two poles of the nucleus makes some definite angle with the axis of the achromatic spindle.

At the time of segmentation of the spirem the loops usually appear dense and homogeneous in structure (Figs. 7—13). But in one cell (Fig. 6 *x*, being one loop showing its details), each segment of chromatin was clearly composed of serially disposed chromatin discs alternating with faintly staining discs of linin. We shall find that in the following anaphase the chromosomes break up into discs; and it would seem justifiable to conclude that in the prophase we have a gradual approximation of discs. This view is generally held, but so far as I recall no one has seen the discs as late as the loose spirem stage.

Now as to the relation of the chromatin to the linin, a connection to which we shall recur frequently in our description. In the nucleus of a spermatogonium we found single chromatin granules, or rows or masses of them connected together by delicate linin threads (Figs. 1, 2).

Other linin threads appeared to connect these granules with the nuclear membrane. The point of importance is that no chromatin granule in the resting nucleus is unattached to a linin thread. In making this statement, I do not mean to state that every granule seen was found in connection with linin; but the majority can be readily determined to be so connected, and for the others it is allowable to assume that their linin connections do not always lie in the plane of the section, and so escape observation. In the prophases of mitosis the chromatin granules become regularly and continuously arranged along the linin threads, so that the linin (all of it?) becomes covered with chromatin (Figs. 3, 4); since the chromatin as we have seen probably forms a continuous long thread, a spirem, we must conclude, I think, that there had existed previously a continuous linin spirem thread. If this be not admitted, it would be difficult to explain the origin of the chromatin spirem. In the rest stage, however, all the chromatin granules need not be placed upon such a continuous linin thread, but some of them very probably could be placed upon side branches of this thread, these side branches then in the prophase becoming retracted into the main thread.

When the chromatin spirem segments into the chromosomes, and this is of great importance for our understanding of later movements of the chromatin elements, the linin thread does not segment but remains continuous, so that connecting every two chromosomes (which were previously in mutual continuity) a delicate linin thread is present, and this is of course continuous with the portion of the thread within the chromosome itself. These inter-chromosomal fibres are very delicate, and can be seen plainly only by deep staining and then only when they lie exactly in the plane of the section (Figs. 7, 10, 11), so that in most cases they cannot be seen. But since in many cases these connections of the chromosomes can be plainly seen, as in Figs. 6, 7, 10, 14, 16 and 21, we can conclude, especially with the consideration of facts to be detailed later, that the linin spirem persists as a continuous thread even after the chromosomes have segmented off and have arranged themselves in the equator of the spindle. Whenever the staining of the preparation is sufficient, and when a careful adjustment of the light condenser is made so as to bring into view by their refraction the linin elements, then, when a chromosome lies with its long axis in the plane of the section, we find attached to either end of the chromosome a delicate linin fibre; and when these conditions are fulfilled, and when further two chromosomes which had

been placed one behind the other in the spirem thread have their long axes exactly in the plane of the section, we find a linin thread joining one end of the one with one end of the other (Figs. 13, 14, 16, 28, 32, 33).

When the chromosomes in this way are segmented off from one another (the segmentation of the chromatin spirem is a gradual process), they shorten and thicken until they attain the definitive form: this is usually that of a more or less curved rod (Figs. 13—36). The volume and length of the several chromosomes of the same cell vary very considerably, as can be seen by an examination of the Figures.

In the monaster stage the chromosomes can be best counted, since then they lie pretty regularly with their long axes in the plane of the equator and can be well studied on pole views (Figs. 22—36). If they all lay exactly in this plane, and if they were straight instead of usually bent rods, the computation of their number would be more readily made than it is in reality, but as it is, the count is by no means an easy one. In a number of cells, which I assured myself were completely contained in the plane of the section, the chromosomes were carefully drawn with the camera lucida, and then counted on the drawings, with the following numbers of chromosomes as a result: 27, 31, 23, 31, 31, 23, 26, 29, 32, 32, 32 or 33, 29, 33 or 34, 26, 26, 27, 27, 31 and 34, thus the counts varied between 23 and 34, and the average count would be 29. But since it is very probable that the number of chromosomes would be an even one, and since it is probable that the number was over-counted rather than under-counted, the number from these counts would be more probably 28. Now as we shall see later, the number of the chromosomes becomes exactly halved during the synapsis stage, and the number in the maturation divisions is 14, so that we can say that without any doubt the number of chromosomes in the spermatogonia is 28.

The earliest stages of centrosomes found were in cells of the loose spirem stage, when the segmentation of the chromatin spirem was nearly completed; one of these cells is figured (Fig. 10). In each of these cases there were two minute centrosomes lying near one another in the cytoplasm, close to that pole of the nucleus where the angles of the chromatin loops are situated; the nuclear membrane was still present but faint. In one of these cells the centrosomes were connected by a delicate central spindle (Fig. 10 *C. Sp*). The next stage found was one where the centrosomes were considerably further apart and joined together by a plump central spindle, made

up of numerous very delicate fibres, while there were no pole radiations; the chromosomes, in their definitive form and number, lay irregularly in the nuclear cavity. In this cell the spindle lay in the section beneath the nucleus, close to the cell wall, so that it could not be determined whether the nuclear membrane had disappeared in its vicinity (Fig. 14). I was unable to find any stages between the last described, and that of the completed monaster, except that of Fig. 15. The central spindles are exceedingly delicate structures, and to be seen only when they lie exactly in the plane of the section.

In the monaster stage the 28 rod-shaped chromosomes come gradually to lie more or less regularly with their long axes in the plane of the equator (Figs. 14—21). From each centrosome to each chromosome pass apparently two delicate mantle fibres; at this stage it is practically impossible to determine whether there are still persisting central spindle fibres on account of the dense grouping of the chromosomes. The whole achromatic spindle figure is very delicate in the spermatogonia. The chromosomes lie throughout the plane of the equator, and the most peripheral are radially disposed (pole views, Figs. 22—36).

3. The Spermatogonic Metakinesis.

The chromosomes are longitudinally halved in this metakinesis. The splitting takes place in such a way, that the split starts at one end of the chromosome and then gradually proceeds to the other, so that the chromosome opens like a V with the angle of the V placed in the equator and its arms directed towards the poles of the spindle (Figs. 38—46). So the daughter chromosomes remain united at one end in the plane of the equator, while their other ends are being pulled towards the spindle poles; later they may together form a straight line parallel to the axis of the spindle, while their point of contact remains in the equator. In the case where a chromosome is much bent, the process of metakinesis is the same as in the straight chromosomes, except that the daughter products are apt to be correspondingly bent; but even in the case of the straight chromosomes, the daughter chromosomes frequently become more or less curved, probably due to the tension of the mantle fibres. Finally the connecting points of the daughter chromosomes separate, and between these ends of the chromosomes a connective fibre is found stretched out, a product of the linin contained within the chromosomes (Figs. 44—48).

This form of metakinesis is interesting as it is in a way intermediate between that of general mitoses and that of heterotypic mitoses: were the daughter chromosomes to remain connected for a time by both ends instead of by one end, we would have the form of metakinesis found in heterotypic metakinesis. On the completion of metakinesis the daughter chromosomes are pulled to opposite poles of the spindle; in each chromosome one pole is directed towards the spindle, the other directed away from it (Figs. 43—48). Corresponding daughter chromosomes remain connected by connective fibres, which are much thicker than the mantle fibres. In each plate of chromosomes (Figs. 53—55, 37 B) their number is exactly the same as the number in the monaster stage, namely 28: the metakinesis halves each and every chromosome. At first the long axes of the chromosomes are more or less parallel to the long axis of the now elongate spindle; subsequently the ends nearest the centrosomes become pulled inwards so that their axes make all angles with that of the spindle. The centrosomes are exceedingly minute, but in a few cells of this dyaster stage I could find that each had divided into two; from this stage through the rest stage of the spermatocytes I could not determine the presence of centrosomes with any certainty.

IV. Anaphases of the Spermatogonic Mitoses.

These may for the sake of convenience be divided into early anaphases and synapsis stages.

1. Early Anaphases.

In the dyaster stage the achromatic spindle has elongated so that its poles come nearly or quite into contact with the cell membrane, and the cell body itself becomes stretched out in the same line (Figs. 48, 57); since pole radiations cannot be seen, this process can be well ascribed to the agency of the elastic straightening of central spindle fibres (DRÜNER). It is to the usually assumed agency of the contraction of the mantle fibres that we must ascribe the movement of the chromosomes to the poles. As we have seen, the metakinesis was of such a kind that one end of each daughter chromosome comes to lie nearer the pole of the spindle than does the other end. As we shall see that the two ends of each chromosome can be followed with perfect certainty in all the later stages up to the spermatid, it will be found convenient to specify each end of the daughter chromo-

somes; the end which becomes directed towards the pole of the spindle, which is the end to which the mantle fibres are attached, will accordingly be termed the central end of the chromosome, and the opposite end will be called the distal end. Since, further, a well-marked polarity of nucleus and cell body soon obtains, to the opposite poles of nucleus and cell body special names shall be given; that pole of the nucleus and cell body which corresponds to the spindle pole of the dyaster stage shall be called the central pole, while the opposite pole of the nucleus and cell body shall be called the distal pole. As we shall see, this polarity of chromosomes, nucleus and cell body can be readily followed unchanged into the prophase of the first maturation division, and is of great importance for determining the valence and axial relations of the chromosomes in the maturation divisions.

When in the dyaster stage the daughter chromosomes have nearly reached the central pole of the cell, their long axes are found to be more or less inclined to the long axis of the spindle (Fig. 48); this inclination is most marked in the more peripheral chromosomes of the plate. Hence to view a chromosome from the side one must take neither a strictly pole view nor yet a strictly lateral view of the spindle, but a view from a point about midway between the two. Now if we take such an oblique view, and at one pole of the dyaster pay attention to those peripheral chromosomes whose longitudinal axes are seen in their entirety, a certain remarkable disposition of them will be noticed (Figs. 49, 51, 52, and the chromosomes marked *x* in Fig. 50). Namely, some of the chromosomes may be frequently seen approximated into pairs, in such a way that the central ends of the chromosomes of a pair lie closer together than do their distal ends. This V-shaped approximation of the chromosomes into pairs is more than a mere coincidence due to the crowding together of the chromosomes; it is, I think, the first sign of the pairwise union of chromosomes by which the reduction in their number is effected, and which results in the formation of bivalent chromosomes. It is, however, not usual at this early stage to find the approximation into pairs, for usually this movement does not become marked until the chromosomes have lost their smooth outlines.

We may at this point try to give a mechanical explanation for this union of chromosomes into pairs, and later take up the observed phenomena of the subsequent stages in succession. In the synapsis stage all the chromosomes become united into pairs, and at the close

of the dyaster we find the commencement of this union; to what agency is it due? The tension of the mantle fibres would tend to bring into closer contact the central ends than the distal ends of the chromosomes, since were it not for the number and dense arrangement of the chromosomes the tension of the mantle fibres would tend to a strictly radial arrangement of the chromosomes around the pole of the spindle. But no tension of the mantle fibres can explain the close union into pairs which we shall observe in the synapsis stage, namely a union effected by a short thick band of linin, connecting the central ends of every two chromosomes. Now there is good evidence for concluding that this band of linin is not formed in the synapsis stage for the first time, but that it had persisted continuously from the time of the prophase of the spermatogonic mitosis.

This evidence is as follows. In the preceding dense spirem stage we found that very probably a single continuous linin spirem thread is present, along which the chromatin becomes evenly arranged. We found, further, that when the chromatin spirem segments into the chromosomes the linin spirem still remains continuous in the form of inter-chromosomal fibres continuous with the linin in the axes of the chromosomes themselves. Further, these inter-chromosomal fibres can still be found in the monaster stage; as in earlier stages these fibres can be perceived only when they lie exactly in the plane of the spindle, so that when they cannot be seen, or only short portions of them be seen, we must consider that they lie in an angle to the surface of the section. We have then even at the monaster stages a persistence of the linin spirem in the form of linin fibres attached to the ends of the chromosomes. In the ensuing metakinesis the chromosomes split longitudinally. In this splitting I conclude that these linin fibres likewise split longitudinally; I must state that I have not seen any stages of such assumed splitting, but I think that any one who follows closely this account of the spermatogenesis will conclude with me that it very probably occurs. It can not seem surprising to assume such a longitudinal splitting of linin fibres, for it is what occurs in every equational division; in any equational division each chromosome is split longitudinally, but since each daughter chromosome contains linin as well as does the mother chromosome, a longitudinal splitting of the linin within the mother chromosome must take place. Now if that portion of the linin spirem contained within the chromosome can split longitudinally, why cannot that portion which outside of the chromosome composes a inter-chromosomal fibre? In the synapsis

stage joining the central ends of every two chromosomes is a clearly marked linin fibre; this I believe from these considerations is the persisting longitudinal half of an inter-chromosomal fibre of the monaster stage. If this be so then such a fibre must have remained continuously from the monaster stage as the connection between the central ends of two daughter chromosomes, and this is very probably the case. By the contraction of such a persisting linin fibre could be very well explained, accordingly, the union into pairs, by a pulling together of the central ends of the chromosomes, of the daughter chromosomes, which would be at the same time an explanation for the mechanics of the reduction in number of the chromosomes.

The diagrams 257 to 259, Plate 25, illustrate this point. Fig. 257 shows a spirem stage, in which for the sake of clearness only 4 chromosomes are shown; the linin spirem is in red. Compare with this Figs. 7, 10 and 13 of Plate 19, where a portion of the persisting linin thread is plainly seen, but in which most of the thread cannot be seen owing to its position outside of the plane of the section. Diagram 258 represents a monaster stage, with the linin spirem shown; compare Figs. 16, 28, 32 and 33 of Plate 19 for actually observed cases of the persisting spirem thread in this stage. Up to this stage there can be no doubt of the persistence of the continuous linin spirem, and when it can not be seen in every case it is apparently because the chromosomes which it connects do not lie exactly in the plane of the section. Diagram 259 represents the metakinesis of 4 chromosomes; compare Figs. 40 to 47 of Plate 19. In the latter figures the only portion of the linin thread which still seems to persist is in the form of connective fibres. But though I have been unable to see the other portions of the spirem in this stage, I hold that they persist continuously and divide, for reasons given above, namely that they are clearly apparent in preceding and in subsequent stages. Diagram 259, therefore, is not based upon observed phenomena, but is a subjective representation of the relations of the linin and chromatin in the stage between the stages shown in diagram 258 (spermatogonic monaster) and in diagram 260 (synapsis). I would explain the difficulty of observing the linin threads in the metakinesis, by the assumption that they probably become stretched and so more attenuated in this stage; other difficulties are the comparative scarcity of these metakineses, and the dense grouping of the chromosomes which would seem to hide the portions of the linin spirem.

The relations of the linin, as represented in diagram 259, are

deduced quite as much from a study of the later stages of spermatogenesis, where the linin threads become thicker and more readily distinguishable, as from the preceding stages. As has just been stated, it represents the metakinesis of 4 chromosomes, and the simultaneous splitting of the persisting linin spirem (colored red); the connective fibres (*C.F.*) become simply stretched out without splitting, while all the rest of the linin spirem, that within the chromosomes as well as that connecting different chromosomes, becomes split. We distinguish in this diagram the linin thread joining the central ends of every pair of daughter chromosomes (*C.P.L.*), as well as the threads which connect the distal ends of every two chromosomes (*D.P.L.*). It is by the agency of the former that the central ends of every two daughter chromosomes become united together to produce the bivalent chromosomes of the synapsis and later stages; the distal linin threads, on the contrary, connect distal ends of separate bivalent chromosomes. What interests us just now is that both these kinds of threads are portions of the original continuing spirem thread, and that they together with the portion of the linin contained within the chromosomes compose a continuous linin spirem in the daughter cell (1st spermatocyte) in which they lie. Their fate and function will be discussed more fully in the following pages.

Returning from this digression, it is only in exceptional cases that in the early anaphase the daughter chromosomes become grouped into pairs, i. e. into bivalent chromosomes (Fig. 49—52): such cases are precocious. Usually the approximation into pairs is not well marked until the beginning of the synapsis stage, when the nuclear membrane has reappeared, and when the chromosomes have elongated.

When the daughter chromosomes have reached the poles of the spindle, they are usually so closely crowded together that when deeply stained their individual outlines can scarcely be distinguished (Figs. 57, 62); but they never actually fuse together as is proved by studying very thin sections of faintly stained preparations. After this they commence to elongate, their outlines become uneven, and synchronously their structure becomes less compact (Figs. 58, 60, 61, 63). About this time, or shortly afterwards for there seems to be in different cells a slight variation in this regard, the nuclear membrane appears (Fig. 63). Occasionally at this early stage (Figs. 60, 61) each chromosome shows the commencement of the longitudinal split which later becomes very pronounced; but it is unusual to find this split at this early stage.

During the spermatogonic metakinesis and later stages the yolk globules gradually change their position to the equator of the cell (Fig. 56); or probably more correctly speaking, they are propelled, either by a cytoplasmic flowing, or if such exist (though they cannot be seen) by a pushing on the part of pole fibres.

The connective fibres, those threads which in the metakinesis become stretched out between corresponding daughter chromosomes (Figs. 44—48), are, as we have seen, derivatives of the linin spirem, and are evidently derived from that portion of the linin spirem contained in the chromosomes themselves. These fibres begin to disappear (Figs. 56—58, 60—63) about the time of the formation of the nuclear membranes in the daughter cells, disappearing first in the nuclear region and last at the equator (distal pole) of the cell (Fig. 65, Plate 20). During metakinesis these fibres are approximately all parallel to the axis of the spindle (Figs. 47, 48). Later there appears at the equator of each (?) fibre a thickening, a minute "Zwischenkörperchen" (Figs. 56—58, 60, 61, 63, Plate 19; Figs. 65, 70—72, 74, 75, 77, Plate 20); a section through the equatorial plane in this stage shows that these thickenings compose a plate and not a ring.

The division of the cell body commences in the early anaphase by an annular constriction in the plane of the equator (Fig. 57, Plate 19); during this process there is no cell plate formed. The constriction pushes in as far as the spindle plate (composed of the equatorial thickening of the connective fibres), and then gradually pushes inward the spindle plate, and as a result of this pushing the equatorial portions of the connective fibres are forced inwards (Figs. 56—58, 60, 61, 63). Concomitantly the more peripheral of the Zwischenkörperchen become pushed against the more central ones; and the apparent greater size of the more peripheral Zwischenkörperchen is seemingly due to a number being forced into close contact together; no case was noticed, however, where these separate corpuscles had become so closely approximated as to give the appearance of a single large corpuscle. The daughter cells (1st spermatocytes) do not immediately constrict off completely from one another, but remain connected by the spindle plate through the anaphase to the commencement of the telophase (Plate 20, Figs. 65, 70—72, 74, 75, 77, 80, 97); in one case the connecting plate was apparent in a resting spermatocyte. This long persistence of the Zwischenkörper plate aids in determining the axes of the cell body: it, together with the mass of yolk globules, marks the distal pole of the cell.

2. Synapsis Stage.

The term "synapsis" is used here as it was first employed by MOORE (1895), and later used by myself (1898), to denote that portion of the spermatogonic anaphase in which the reduction of number of the chromosomes is effected. There is no sharp line of demarcation between this stage and what has been termed by me the "early anaphase"; for the sake of convenience in description, the synapsis stage may be said to begin when the nuclear membrane has appeared, and when in the central pole of the nucleus, thus bounded, a large amount of nuclear sap is present.

The chromosomes are now elongated, with irregular surfaces (Fig. 63, Plate 19; Figs. 64—82, Plate 20); their distal ends are held close to the distal portion of the nuclear membrane by their attachment to the connective fibres. Of mantle fibres there is no longer any clear trace.

The phenomena of importance in the synapsis stage are the joining of the original 28 univalent chromosomes into pairs whereby 14 bivalent chromosomes are found, and the longitudinal splitting of all the chromosomes. In most, if not all the cases of spermatogenesis hitherto described the chromatin loops form a dense, practically undecipherable coil in the synapsis stage; but in *Peripatus* this grouping of the chromosomes is much less dense, and their form and arrangement can be determined with relative ease.

As we have shown above, the beginnings of the formation of chromosome pairs can sometimes be observed as early as the preceding stage (Plate 19, Figs. 49—52), but the details of the process are most clearly marked in the synapsis. The chromosomes lie either more or less parallel to, or else their axes make an angle with, the axis connecting the central and distal ends of the cell. The frequently observed curving of the distal ends of the chromosomes can well be ascribed to their attachment to connective fibres which have been pushed axially by the constriction of the cell body (Figs. 60—63, Plate 19), which movement could well cause a corresponding movement on the part of the distal ends of the chromosomes.

But it is at the central ends of the chromosomes that the movements of significance for an understanding of the phenomena of the reduction of the number of the chromosomes are taking place. The central ends of every two of the univalent 28 chromosomes be-

come approximated, so that the two chromosomes of such a pair together form a figure V or U, the bend or angle of the U or V marking the central ends of the chromosomes (Figs. 60, 61, 63, Plate 19; Figs. 65—83, Plate 20); these central ends are directed towards the central pole of the cell, which we have defined as the pole where the pole of the achromatic spindle had previously been situated; while the distal ends of the chromosomes, or correspondingly the opening of the U or V, are directed towards the distal pole of the cell, which has been defined as that region where the Zwischenkörper plate had been formed. The distal ends of the chromosomes are placed close to the distal surface of the nuclear membrane; but their central ends are usually removed by a clear space of nuclear sap from the central pole of this membrane; from this arrangement it follows that the chromosomes seem to be placed nearer one surface of the nucleus, and that the distal.

Now the central ends of the two univalent chromosomes which together form the U or V are seen to be connected by a linin band, except when this band lies outside of the plane of the section, or when the chromatin granules at the central ends of the chromosomes are in actual contact and so hide this band; to this structure will be applied the name, central linin band (Figs. 63, 66, 73, 75; in most of the other figures it is hidden by the chromatin). As will be shown later, this band of linin persists through the synapsis, telophase, and rest stage, also through the prophase of the 1st maturation division, but becomes divided in the metakinesis of that division. This central linin band is most probably a persisting portion of the linin spirem of the spermatogonic mitosis; and it is by its agency as a contracting structure, or along it as a path for movement, that two univalent chromosomes become united into one bivalent chromosome. Accordingly, in *Peripatus* the mode of reduction of the number of the chromosomes is as follows: every two univalent chromosomes of the last spermatogonic mitosis become united into pairs by the approximation of their central ends, along the path of, or by the direct contraction of, persisting portions of the original linin spirem, the central linin bands.

In my figures of the synapsis and telophase stages I have shown in most cases for each nucleus only those chromosomes which could be seen plainly in their entirety. Chromosomes seen very obliquely were not drawn in (except in Fig. 69). But in lateral views of nuclei in the synapsis and later stages only a few of the chromosomes can

be seen in their entirety, partly because some of the chromosomes lie over and hide others, partly because on such views only a few of the chromosomes lie exactly in the plane of the section. Accordingly in none of these views are the whole number, 14, of bivalent chromosomes shown. On cross sections of such nuclei (Figs. 85—87) each of the 28 univalent chromosomes is more or less transversely cut, but on such sections necessarily their union into bivalent chromosomes cannot be seen. My method of determining the number of bivalent chromosomes, accordingly, was to count on cross section the number of univalent chromosomes, and these counts averaged 28 univalent chromosomes for each cell; this number, 28, is also assured by the fact that in the last spermatogonic metakinesis each daughter cell receives one half of each of the 28 chromosomes of the mother cell; then taking into consideration the fact that on lateral views of the nuclei each U- or V-shaped chromosome, when it is seen in its entirety from the side, is seen to be composed of a right and left half joined by a central linin band, the conclusion is practically rendered certain that in the synapsis there are formed 14 pairs of univalent chromosomes or 14 bivalent chromosomes. And this is corroborated by the number of bivalent chromosomes found in the equator of the 1st maturation monaster, where exactly 14 are found.

I have searched carefully to find evidence of a discharge of chromatin substance from the nucleus in the synapsis stage, but have found none. The nucleus and cytoplasm are in this stage rapidly increasing in size (compare Figs. 60—63, Plate 19, with Figs. 65—83, Plate 20), so that there must be an active metabolism, and therefore there may be an expulsion of bye-products of the chromatin from the nucleus, but it can not be in the form of granules, but must be in the form of thin fluid substances which are not differentiated by the stains employed. Necessarily with any construction of new substances in organic growth there must be katalysis of other substances¹).

1) Here I would like to call attention to the probability, that the disappearance of the nuclear membrane in the mitoses of *Metazoa* may be correlated with an act of excretion or discharge of substance from the nucleus. There are bye-products formed in the nucleus, such perhaps as the true nucleoli, which are in the form of bodies too large or too dense to pass out through the nuclear membrane; for such bodies the periodical disappearance of the nuclear membrane, in mitosis, would offer the possibility of discharge. Unless there were some such provision as this the nucleus in the course of long-continued metabolism would become choked up with the denser waste products. If this be

Each univalent chromosome of a pair forming a bivalent loop of the nucleus, undergoes important changes during the synapsis stage. It continues to elongate and its contours become more uneven and roughened (Figs. 56, 58, 69); this is the commencement of the process of gradual decondensation of the chromatin. Next or synchronously, for there appears to be no very definite sequence in these stage since all the chromosomes do not seem to pass through them simultaneously nor in exactly the same order, the chromatin assumes a more or less monilated appearance, each chromosome then looking like a row of irregular chromatin beads (Figs. 64—67, 70, 71, 74). Then the chromatin granules (they are too large and irregular in size to be called microsomes) separate from one another, but remain connected together by a linin thread which is evidently the persisting part of that original spirem thread forming the matrix of the chromosome (Figs. 64—68, 70—84). Simultaneously occurs a flattening of these granules, the flattening at first generally appearing to lie in the plane joining the two arms of the V-shaped bivalent chromosome (Figs. 65 67, 70—74, 76—81, 84). Occasionally one finds very elongated, attenuated chromosomes in the early synapsis (Figs. 68, 75, 76), but on account of their great infrequency they cannot be considered to represent a particular stage of the chromatin arrangement, but rather a departure from the general condition; with such cases should not be confused already flattened chromosomes seen from their narrow edges.

The beaded appearance of the chromosomes is somewhat the same as the arrangement of the chromatin in the previous dense spirem stage (Fig. 3, Plate 19). The chromatin granules vary considerably in form and volume as the figures show. The segmentation of the chromosome into the component granules does not take place simultaneously on all portions but occurs at the central end usually last. This might speak for a certain degree of independent action upon the part of the granules. Further, these and other processes still to be described do not proceed simultaneously for all the chromosomes of one and the same nucleus: this points to a certain individuality or independence upon the part of the chromosomes. The first chromatin granules of a chromosome to segment off, or some of them, are often larger than the ultimately formed granules, and then

true, then mitosis may be looked upon as a provision for nuclear excretion as well as for cell division; and quite in line with this is the fact that in mitosis the chromatin frees itself of waste products, i. e. performs an act of excretion, in becoming pure nucleic acid.

these or some of them subdivide still further (compare especially Figs. 73, 77—81, 83, 84, 88, in these figures each granule has been drawn with great care). Evidences of such secondary segmentation may be seen in all stages of the synapsis period. At first it occurred to me that this might be a phenomenon of particular morphological importance, — a transverse splitting of each granule comparable in value to the longitudinal splitting which takes place immediately after. But a careful study of these appearances has convinced me that this segmentation, though it is in a certain sense a transverse division of granules (i. e. a division at right angles to the long axis of the chromosome), is in reality only a delayed continuation of the process of decondensation of the chromatin into its component granules. This is thus a process the reverse of the one by which the chromosome in the preceding prophase had built itself up out of separate chromatin granules; and it is very probable, though I cannot prove it, that the chromosome in the synapsis breaks up into as many granules, as had in the prophase come together to form the chromosome. Thus the apparent subdivision of these granules is probably only a separation of granules, which had before been closely apposed but not actually united together.

These granules resulting from this gradual decondensation of the chromatin of the chromosomes vary considerably in volume, even in the same nucleus, as the Figs. 76—81 show clearly. Each granule has roughened contours which would show that it is composed of a mass of smaller microsomes; probably the number of such microsomes would vary with the volume of the granule. The word "chromatin microsome" has been used rather loosely by different writers, but I would prefer to limit it to the smallest visible particles, and for larger aggregations of such particles to use the term "granule". In no periods of the synapsis and telophase stages do these granules break up into their ultimate microsomes, and even in the following rest stage no such subdivision seems to be fully carried out.

As to the number of chromatin granules which make up a chromosome of the early synapsis. Cases were taken where a whole bivalent chromosome could be seen plainly on lateral view, and its granules drawn carefully with the camera lucida, then counted. In four bivalent chromosomes so studied the number of granules found in each component univalent chromosome were: 8, 11; 7, 12; 8, 12; 8, 6. This count shows that the two univalent chromosomes which form a bivalent one have not the same number of granules, which is

directly referable to the variation in the length and volume of the chromosomes before the synapsis stage, providing, what is true within certain bounds, that the number of granules stands in more or less direct ratio to the volume of the chromosome. These counts were made upon chromosomes of the earlier synapsis, while some of the granules are destined to still further subdivide; in the later synapsis and telophase their number would be greater, but certainly not more than twice as great, and probably less than this.

Commencing about synchronously with the above stages of decondensation of the chromatin, and continuing until after them, proceeds a longitudinal splitting of the granules. Occasionally this splitting appears in the early anaphase before the appearance of the nuclear membrane (Figs. 60, 61, Plate 19), but such splitting seems to be precocious. This splitting consists in the division of each granule into two, the plane of division passing through the long axis of the chromosome (Figs. 63—66, 69, 71, 73, 74, 80—84, 88); the plane in which two daughter granules lie coincides at first quite regularly with the plane joining the two arms of the V-shaped chromosome, but later becomes more or less twisted out of this plane. The process begins with a flattening and elongation of each granule (Figs. 65—67, 70—84, 88—90), and usually begins and is completed sooner at the middle than at the ends of each univalent chromosome¹).

All these stages may be followed very clearly in *Peripatus*, and result in the splitting of each and every granule (Figs. 91—97). The split separating corresponding daughter granules becomes from now on gradually wider, and is most prominent about the beginning of the telophase; in the rest stage of the spermatocytes it is really widest but at this stage is more difficult to determine.

The longitudinal splitting may commence, sometimes is fully ended, before the complete decondensation into granules has been effected; in such cases each univalent chromosome appears as two parallel rods

1) In consequence of the flattening and elongation of its granules in one plane, the chromosome appears narrower on edge than on surface view. In the Figs. 85—87 showing cross sections of the univalent chromosomes at this stage, the sections of the chromosomes appear oftener round (as I have shown them) than flat. This optical effect is due to the difficulty of seeing only one granule at a given focus of the microscope, granules above and below the plane of view obscuring a clear view of a single one, and thereby causing the mass to appear rounded rather than flat.

of continuous chromatin connected by linin (Figs. 61, 69). Frequently the granules appear grouped in fours (compare especially Figs. 88 G, I, J, K, L, 91, 92); in such cases a four has been produced by the longitudinal division of two granules which have remained in comparatively close apposition. The longitudinal splitting, like the process of decondensation of the chromosomes into granules, does not take place on the chromosomes of the same nucleus simultaneously (Figs. 88 A—M, 89, 90, 92); in this regard the separate granules may be considered to act as more or less independent units. The end of the synapsis shows all the chromosomes decondensed into their ultimate granules, and all longitudinally split (Figs. 91—93). During these processes the chromosomes have become somewhat longer, and more bent.

The changes in the linin are as follows. The linin band forming the matrix of every univalent chromosome becomes only then visible, when the granules separate from one another; it then appears as a clear, flattened band connecting every two neighboring granules, and stains faintly with prolonged iron haematoxyline staining, and lilac with gentian violet (as used in the triple stains of HERMANN and FLEMMING). When the longitudinal splitting of the granules takes place, the linin band remains for some time unsplit, so that then each univalent chromosome is seen to be made up of a flattened band of linin with a row of chromatin granules at each edge of it (compare especially Figs. 88 A—M). At the central ends of the chromosomes this band is continuous with what has been termed the central band of linin, that which holds together every two univalent chromosomes (*C.P.L.* Figs. 73, 75, 81, 88 I, J, L, 90). At the distal end of each univalent chromosome the band along which the chromatin granules are arranged, and which may be called the axial band of linin, passes continuously into the band designated by me as the distal band of linin, which is much more delicate and difficult to determine than the central band, and which, like the two other bands as has been shown above, is a persisting portion of the original continuous linin thread. Thus the axial band is the portion of this thread along which chromatin granules are arranged, and which had previously been hidden by them; the central band by joining the central ends of two univalent chromosomes is the agent in the formation of the bivalent chromosomes; and the distal band of linin joins the distal end of one univalent chromosome with the distal end of one univalent chromosome forming another bivalent one. These three

parts are continuous, without interruption, and by virtue of their continuity with the other corresponding linin bands of the other chromosomes, form within the nucleus a single continuous linin thread, or spirem. One portion of this linin spirem has, however, disappeared apparently from the nucleus, namely that which formed the connective fibres in the metakinesis preceding; but the disappearance of these threads has not effected any discontinuity of the linin spirem, since the connective fibres were formed as branches of this spirem.

Of this spirem in the synapsis the axial and the central linin threads can be seen with great clearness whenever they are suitably stained and happen to lie exactly in the plane of the section (Figs. 64—84, 88). The distal linin threads, on the other hand, are very delicate and much more difficult to see; this is due partly to the fact that the distal ends of the chromosomes are generally quite closely apposed to the nuclear membrane, and partly due to the fact that the distal threads are usually much twisted and bent in their course. The main reason, therefore, for my concluding that they connect the distal ends of separate chromosomes, lies in the fact that later, in the prophase of the 1st maturation division, this connection can be made out very clearly; and it is probable that this connection has not arisen in the prophase for the first time, but that it is a persistence of the condition in the preceding stages.

About the beginning of the synapsis other, more delicate, linin structures appear. These are fine fibrils which join the chromatin granules of one chromosome with those of another (Figs. 73, 77, 80, 83, 88 B, D, E, G, M, 89, 91—97); in this way the granules of separate bivalent chromosomes are connected, as well as the granules of the two univalent chromosomes which form a bivalent one. Certain of these delicate fibrils also seem to join chromatin granules with the surface of the nuclear membrane. Each of the fibrils is certainly attached at one end, and probably at both. To each chromatin granule there would appear to be attached at least one of these fibrils. What the origin of these fibrils is can only be conjectured, for I have found no method of determining their process of formation. They can have no relation to the connective fibres, for the latter were attached to the distal ends of the chromosomes. The mantle fibres can no longer be determined as such, and they were described as having disappeared; these fibres were attached to the central ends of the chromosomes, and it is quite possible that some of them persist as fine fibrils connecting the central ends of the chromosomes with

the central pole of the nuclear membrane. But at least the majority of the linin fibrils of which we are speaking must have had some different source of origin, and this could have been only an origin from the linin forming the spirem, or an origin *de novo*. Thus they may be looked upon as lateral outgrowths of the linin spirem, or as differentiations of the karyolymph. One coincidence may help in determining which of these modes of formation is the true one: when they first appear is the time of the longitudinal splitting of the chromosomes; and where they are seen most clearly, i. e. when they are thickest, is about the late synapsis or telophase when this split is most pronounced. Might this not show that it is by the agency of a contraction on the part of these fibrils, that the splitting of the chromosomes is effected? This would certainly seem to explain why these fibrils are thickest when the longitudinal split is most pronounced, i. e. when the daughter chromatin granules have most fully separated. We shall return in the General Part of this paper to the discussion of the agency of the linin structures.

The nucleoli (*n* Figs. 64, 65, 67, 71, 72, 80) appear about the commencement of the synapsis stage as oval or flattened bodies close to the inner surface of the nuclear membrane, almost always at that region (the distal pole) nearest to that portion of the cytoplasm containing the greatest amount of yolk substance. This would be a corroboration of my conclusion (1899) that in many cases the nucleolar substance seems to be genetically connected with yolk substance. Subsequently the nucleoli assume a more rounded form.

During the synapsis the cytoplasm gradually increases in amount, as does the yolk substance (Figs. 64, 65, 69—71, 74, 75, 77, 80, 82). The greatest mass of cytoplasm and yolk lies at the distal pole of the cell, where the persisting *Zwischenkörper* plate is still found; but around the central pole of the nucleus it forms only a very thin layer containing but little yolk substance.

3. Telophase of the Spermatocytes.

Under "telophase" (Figs. 91—97) is here understood the stage which intervenes between the synapsis and the rest stage. In *Peripatus* there is no special "post-synapsis" stage, such as was described by me for *Pentatoma*, i. e. no stage of long and slender chromosomes intervening between the synapsis and telophase.

The synapsis passes gradually into the telophase, and here, as with most other periods of mitosis, it is practically impossible to

sharply define the successive stages. The longitudinal split of the chromosomes widens; during this process the previously undivided axial linin band of the chromosome splits into two parallel bands, each with its row of chromatin granules. When this split of the linin axial band is accomplished one finds joining every two genetically related chromatin granules a delicate linin fibril, which bridges over the split of the axial band. I could not determine how these delicate fibrils are produced, but would consider it probable that they are derivations of the axial band of linin rather than fibrils which have arisen *sui generis*, and accordingly in the diagram 261 of Plate 25. I have colored them in red to show this probable connection with the linin spirem.

At the beginning of the telophase the boundaries of the several chromosomes can be clearly distinguished (Figs. 91—97), but they gradually become more difficult to determine (Figs. 98, 99), owing to the increase in length and diameter of the chromosomes. The spaces between granules placed serially behind one another in the chromosome increase in length, as well as do the spaces marking the longitudinal split of the granules. It would seem probable that this gradual displacement of the chromatin granules is effected by the contraction of those delicate linin fibrils which connect granules of one chromosome with granules of another. The separation of the granules takes place most slowly at the central ends of the chromosomes, so that when nuclei are viewed from their central poles (Figs. 92, 93) the outlines of the individual chromosomes can be readily distinguished.

V. The Rest Stage of the Spermatocytes.

The telophase passes gradually into the rest stage.

Particular attention was given to the arrangement of the chromatin in the rest stage, in order to determine whether the previously well-outlined chromosomes of the telophase could be individually recognized, that is, to try to learn whether the chromosomes preserve their individuality or independence throughout the rest stage. I started with the assumption, and expected to find it fulfilled, that such individuality would not be preserved, but found that the facts in *Peripatus* point very strongly for its maintenance.

The condition of the chromatin in the resting nucleus is as follows (Figs. 100—109): isolated chromatin granules, chains of granules, and irregular masses of granules have a relatively even

distribution throughout the nucleus, while connecting the granules and masses of them are delicate linin fibrils. The figures show these relations better than it can be described; all the granules and fibrils have been represented here with great care, and the drawings show the chromatin as it is seen in one plane of view. Every granule or mass appears to have linin connections with others; the chromatin is found close to the surface of the nuclear membrane as well as throughout the nuclear cavity: this comparatively equal dispersal in all parts of the nucleus is especially characteristic for the rest stage.

Now in the successive stages of the later synapsis and of the telophase are found all the stages leading up to this even dispersal of the chromatin. First the chromosomes elongate and become more bent, then each splits longitudinally, and the split halves separate more widely from one another; during these processes the split halves of one chromosome are pulled, or move, nearer corresponding halves of others, so that each chromosome assuming a more loose structure becomes gradually more difficult to separate from its fellows.

But though in the resting nucleus an apparently wide and even dispersal of the chromatin particles seems to obtain, so that in most cases the outlines of individual chromosomes cannot be followed, yet it would be incorrect to conclude that the chromosomes as such have disappeared. For in certain nuclei in the stage of pure rest, the stage being determined by the appearance of the nucleus and of the idiozome sphere, a persisting portion of one or more chromosomes can sometimes be made out (Figs. 102, 105). Such chromosomes, or portions of them, each appears as two more or less parallel chains of granules arranged on linin threads, the number of granules in the two threads being equal: obviously this represents the split halves of one chromosome. This allows us to conclude that at least portions of the chromosomes preserve their integrity throughout the rest stage; but if portions maintain their earlier relations, why may we not conclude that the whole chromosomes do? A few demonstrable cases of persisting portions of chromosomes recognizable as such, in the height of the rest stage, would outweigh the negative evidence afforded by the large number of nuclei where they cannot be recognized; the difference between the chromosome of the rest stage and of the preceding telophase is only one of degree: in the latter the chromosome is easily determinable by virtue of being more compact, in the former stage it is less easily recognizable owing to its being less compact in structure.

The preceding can be regarded as pretty good evidence from the observational side for the persistence of the integrity of the chromosomes through the rest stage. More indirect evidence is contained in the fact that the chromosomes come out of the rest stage in exactly the same number and very much the same form as they entered into it; how could we explain this coincidence unless by assuming that the integrity of the chromosomes is preserved throughout? To this whole subject we shall have occasion to return in the General Part. In *Peripatus* the chromosomes generally do not preserve their definite outlines in the rest stage; but what I think is preserved, is the integrity of the chromosome by virtue of the continued linin connections of all its granules.

In the resting nucleus thinner linin fibrils can be distinguished as well as thicker fibres; very probably the latter represent persisting portions of the continuing linin spirem, i. e. axial, central or distal fibres.

The volume of the resting nucleus varies; and its form, while generally spherical, is more or less dependent upon the form of the cell body, and the latter upon the pressure of the surrounding cells. Unlike the case in the spermatogonia, the nuclear sap does not stain. The nuclear membrane reaches its greatest thickness at this stage. Nucleoli (*n* Figs. 100, 104—107, 109) of comparatively small size occur to the number of one to three (usually two) to a nucleus, are always peripheral in position, usually spherical, and without vacuoles. In the spermatogonia the amount of nucleolar substance is relatively much greater, and the number and form of the nucleoli much more variable, but the staining reactions in both generations of cells is the same. I was puzzled at first by their staining reactions, which are somewhat unlike those of the sperm cells in *Pentatoma*. The contrast is shown in the following table:

Stain	<i>Peripatus</i>	<i>Pentatoma</i>	
		true nucleolus	chromatin nucleolus
Iron haematoxyline	deep black	brown	deep black
HERMANN'S stain	red	unstained	red
EHRLICH-BIONDI	red	red	green
Haematoxyline-eosin	red	red	blue

Now one of my main reasons for undertaking the present study of the spermatogenesis of *Peripatus*, was to find whether this form,

which is generally assumed to be related to the ancestors of Insects, would throw light upon the phylogenetic origin of the chromatin nucleolus of Insects, that curious nuclear structure first fully described by me for the spermatocytes of *Pentatoma*, and shown by me to be probably a metamorphosed chromosome, and so to have no genetic connection with the true nucleoli. Now there are two methods of determining the morphological value of a nucleolar structure: the determination on the basis of its chemical structure, which is however much less reliable than the second mode, namely the determination on the basis of its morphological genesis. The nucleoli of *Peripatus* resemble the chromatin nucleoli of *Pentatoma* in their reactions to the iron-haematoxyline and HERMANN's stains, but resemble the true nucleoli of *Pentatoma* in their reactions to the EHRLICH-BIONDI and haematoxyline-eosin stains. A study of these staining reactions accordingly offers no means of determining whether the nucleoli of *Peripatus* are related to the chromatin nucleolus or to the true nucleolus of Insects; this is not surprising, for the chemical nature of true nucleoli varies not only in different cells, but frequently in different stages of the same cell (cf. MONTGOMERY, 1899). I think that in the spermatogonia and spermatocytes of *Peripatus* occur only true nucleoli, and no structures at all morphologically comparable to the chromatin nucleoli of Insects, and for the following reasons: 1) There is only one kind of nucleoli in *Peripatus*, and these seem to disappear in the prophases of division; further there does not occur in the 1st maturation division any special chromosome which differs in volume and form from the other chromosomes, whereas in the Insects in the 1st maturation monaster the chromatin nucleolus is easily distinguished from the other chromosomes either by its volume or by its form. 2) The nucleoli in *Peripatus* differ in form and number, whereas the number of chromatin nucleoli, at least so far as yet made known, appears to be constant to a cell. 3) When the nucleoli of *Peripatus* first appear in the synapsis they are strictly peripheral in position, exactly as is the case with the true nucleoli of *Pentatoma*. 4) In *Peripatus* there is present a perinucleolar clear space, which is generally quite characteristic of true nucleoli, but which I have not found around chromatin nucleoli. 5) In *Peripatus* I have found no evidence of genetic connection of the nucleoli with chromosomes.

From all these considerations I think we may conclude that in the spermatogonia and spermatocytes of *Peripatus* all the nucleolar structures are true nucleoli, and that there are no bodies present com-

parable to the chromatin nucleoli of Insect spermatocytes. Possibly a clue to the phylogenetic origin of the chromatin nucleoli might be found either in the Myriapoda, or in the Insecta apterygota.

In the spermatogonia there was no sign of a sphere, but in the cytoplasm of the resting spermatocytes a well-marked idiozome sphere is present. The first stage in the formation of this structure (*Id. Z.*, Figs. 75, 80) found by me was in the early synapsis, before the chromosomes had split longitudinally: in this case at the distal pole of the cell body was seen a spherical mass, nearly homogeneous in appearance, and staining very faintly. This position of the idiozome sphere at the distal pole of the nucleus is preserved up to the monaster stage of the 1st maturation division. Earlier stages were not seen.

The idiozome sphere remains homogeneous and spherical up into the telophase (Fig. 94), and then becomes more deeply stained (Figs. 95, 96, 126) and stains most intensely at the height of the rest stage of the spermatocytes (Figs. 101, 103, 104, 106, 108—111, Plate 20; Figs. 112—125, Plate 21). With haematoxyline-eosin and the EHR-LICH-BIONDI-HEIDENHAIN method it stains somewhat more intensely than the surrounding cytoplasm, while with the triple stains of HER-MANN and FLEMMING it colors only faintly; the best stain for following its stages is prolonged treatment with iron-haematoxyline. Towards the close of the telophase the sphere undergoes a change, which finds its culmination in the rest stage: instead of remaining spherical it takes on the peculiar form of a peaked hat or of a tea-cup (Figs. 103, 104, 110, Plate 20; Figs. 113—115, 117, 119, 124, Plate 21). This process appears to be accomplished by the concentration of its substance at the periphery, the deeper stain of the latter portion being then due to concentration of substance. Whether all of its substance becomes thus peripherally disposed is somewhat difficult to determine, on account of the curved outer surface of the periphery; but I think it most probable that this is the case, since in some late telophases the otherwise homogeneous sphere appears to contain a central clear space at the same time that the periphery is becoming more deeply stained (Fig. 99, Plate 20; Fig. 126, Plate 21).

Did the sphere substance concentrate itself equally on all points of the periphery, a hollow sphere would result. But this does not take place: there is one point at which it does not concentrate, so that the resultant form is that of a cup or hat. The form may best

be determined on comparatively thick sections, in which the whole body lies in the plane of the section; then it may be constated that it is a cup shape in apparently all cases, though the sides of the cup sometimes bend inwards, sometimes outwards, sometimes are parallel, and though the base of the cup may be rounded, pointed, or flattened (very usual when it is apposed closely to the nuclear surface). Thin sections on the contrary show only portions of it, and since the axis of the cup makes all possible angles with the axis of the cell, such sectioned portions may appear ring-shaped, U- or V-shaped, or have the form of two parallel rods (Figs. 101, 108, 109, 111, Plate 20; Figs. 116, 118, 119, 120, 122, 123, Plate 21). The possibility comes to mind that the cup shape might be produced by 1) the idiozome substance grouping itself peripherally, thereby producing a hollow sphere, and then 2) by a portion of the wall of this sphere becoming invaginated so as to produce a double-layered cup (as in an invaginated gastrula form). But evidently such a process does not take place, for no stages were seen which could be construed as the beginnings of such an invagination, nor yet in any case was the wall of the cup found to be double-layered through it often varies in thickness and density at different points.

This idiozome body lies always in the cytoplasm at the distal pole of the nucleus (Figs. 77, 80, 94—96, 99, 101, 103, 104, 106, 108—111, Plate 20; Figs. 128—134, Plate 21). Frequently it is in contact with the nuclear surface, but is more or less widely separated from the latter in elongated cells, so that it may be said to occupy approximately the centre of the cell body, in so far as this is not occupied by the nucleus. The opening of the cup is directed towards the nucleus, or away from it, or to one side; in the Figs. 112—120, 122—124 the outline of the nuclear membrane (*N.Mb*) has been shown in order to demonstrate these relations. I could not determine whether these differences in position were due to revolutions of the cup on its own axis, and whether then the different positions could be indications of successive stages in its history; but I think it probable that no such revolution occurs, for the cytoplasm extends into the cavity of the cup (as was shown in one case where an abnormally large yolk globule had penetrated into this cavity, Fig. 116), which would probably tend to hold the cup in position.

In the height of the rest stage two small granules of equal size are to be sometimes seen in the cavity of the idiozome body (Figs. 96, 101, Plate 20; Figs. 120, 125, Plate 21), and at first I assumed these

were centrosomes, especially since in the following prophase we shall find that a pair of centrosomes comes out of each idiozome cup. But in the majority of cases such granules were not found in the rest stage; and in other cases three or more granules, which may differ in size (Figs. 104, 109, 121), are found in the cups; and none of these granules stain very intensely. Thus such granules might represent simply portions of a cytoplasmic reticulum which had penetrated into the cavity of the idiozome cup; for these reasons I must conclude that centrosomes could not be demonstrated with any certainty whatsoever in the rest stage, even by strong iron-haematoxyline staining which rendered very clear in the same sections the centrosomes in mitosis. On the other hand it is quite possible that centrosomes are present in these cups in the rest stage, but may escape observation by not at all or only slightly staining, for without any doubt, as will shown, centrosomes afterwards come out of them (Plate 21, Figs. 128—134, 138). The question of the persistence of the centrosomes in these cells of *Peripatus* is further complicated by the fact, that in the early anaphase the centrosomes of the last spermatogonic mitosis lie at the central pole of the cell, while the idiozome mass first appears at the distal pole, close to the Zwischenkörperchen plate. In the early anaphase, before the mantle fibres of the spindle have disappeared, a pair of exceedingly minute centrosomes are present at each pole of the spindle; in no later stage have I been able to detect any centrosomes at this pole of the spermatocyte. In a somewhat later stage than this was the first sign of the idiozome mass, but at the opposite pole of the cell. What is the explanation of these facts? It must be either 1) that the centrosomes at the central pole of the cell disappear, and a pair of new centrosomes afterwards arises in the idiozome body; or 2) that the original pair of centrosomes migrate from the central pole of the cell to the distal pole, there enter the idiozome body, and possibly persist there through the rest stage to finally become the centrosomes of the 1st maturation mitosis. There is another possibility, namely that the idiozome mass may be formed at the central pole of the cell around the centrosomes, and then with the latter migrate around to the distal pole; but this seems to be very improbable, for no stages were seen where the idiozome body was half way between the two poles of the cell. Accordingly I have no means of determining whether the centrosomes of the 1st maturation division are the same or direct derivatives of those of the last spermatogonic division, i. e. whether there is a persistence of the centrosomes through these generations of cells.

The form of the resting spermatocyte is always somewhat elongate, varying from an ovoid to a very elongate shape (Figs. 101, 103, 104, 106, 108—111, Plate 20; Fig. 127, Plate 21). But the polarity which became marked in the early anaphase is still retained without any change: the nucleus with a small sheath of cytoplasm around it marks the central pole; the distal pole is marked by the greatest amount of cytoplasm and yolk and by the idiozome body; sometimes in the rest stage the *Zwischenkörperchen* plate still persists and aids in determining the position of the distal pole. The exact form of the cell body is determined by the amount of pressure exerted upon it by the contiguous cells. Those spermatocytes of the rest stage, as well as many of those in the early prophase of the 1st maturation division which lie close to the central lumen of the testis, are often much elongated, and frequently clusters or tufts of cells are found with their thicker central poles (those containing the nuclei) directed towards the testicular lumen, and with their distal ends pointed in the opposite direction (Fig. 127, Plate 21; Fig. 247, Plate 24; Fig. 109, Plate 20). Such shapes are of course directly referable to lateral pressure exerted by the surrounding growing cells, this pressure tending to force the cells into the central lumen; but it is about the time of the formation of the spindle in the succeeding prophase that the cells appear to first become free in the lumen, so that probably the formation of the spindle, in its virtue of rounding off the cell mass, completes the loosening of the cells from one another.

The cytoplasm increases considerably in amount in the rest stage. It appears to have a delicate reticular structure with rather coarse meshes; no longer is a clear vacuole found around each yolk globule. The amount of yolk in the rest stage is very considerable, greater perhaps than in any spermatocytes yet described except those of *Ascaris*. The yolk globules are now smaller and stain more faintly than those of the spermatogonia, and many of them appear hollow.

VI. The Maturation Mitoses.

1. Prophases.

a) Idiozome Mass and Centrosomes.

At the height of the rest stage the idiozome cup attains its deepest staining intensity. From the beginning of the prophase on (Figs. 129—134, 138, 160—165, Plate 21; Figs. 166—169, Plate 22) it gradually loses this density of stain, becoming paler and less clearly

outlined, and at the monaster stage (Figs. 175, 176, 179—182, Plate 22) can be in many cases be no longer seen. There is no evidence that any pole or other spindle fibres are formed from its substance; and there is good evidence against such a view in the fact that the centrosomes do not show radiations until they have migrated out of the idiozome cup (Figs. 128, 129—134, 138, 160—165, Plate 21; Fig. 134 shows the beginnings of the radiations). It would appear to dissolve gradually in the cytolymph. Often portions of the idiozome mass may be seen still at the distal pole of the cell as late as the monaster stage (Fig. 179); and in one case a persistence of a portion of it was noticed as late as the metakinesis of the second maturation division (Fig. 207, Plate 22).

It is at the commencement of the prophase that the centrosomes make their first appearance as a pair of minute corpuscles, in the centre of the cavity of the idiozome cup (Fig. 128, Plate 21). At this stage they stain much more faintly than later: so that it is quite possible that in the preceding rest stage they stained still more faintly, and for this reason may then have escaped detection. The pair of centrosomes increase in size, and take on the characteristic deep stain with iron haematoxyline (Fig. 129). Next each one of the pair elongates and constricts (Fig. 130) preparatory to a division into two, which is accomplished while the centrosomes still lie within the idiozome cup (Figs. 131, 132, 138). Then the two pairs of centrosomes migrate to that surface of the cup nearest the nucleus (Figs. 131, 133, 134); this stage of their migration was found most abundantly in my preparations. I could not determine whether the centrosomes reach the surface of the cup-shaped idiozome mass by migrating through its opening, or by moving directly through its wall; the difficulty in the observation lies in the fact of the irregularity in position of the axis of the cup, and the irregularity in its form. But in some cases at least the centrosomes migrate through its opening, as in those cases where the two pairs of centrosomes can be clearly seen just opposite the outer opening of the cup (Fig. 134). An axis joining the two centrosomes of a pair is now more or less parallel to the surface of the idiozome cup; and the two pairs of centrosomes are more separated than they were before. Then the two pairs of centrosomes leave the surface of the cup and pass towards the nucleus (Figs. 160—162). It is after leaving the surface of the idiozome cup that cytoplasmic radiations, pole fibres, first become apparent around each pair of centrosomes (Figs. 134, 160—165), the distal terminations

of these radiations seeming to pass gradually over into the cyto-reticulum; from this stage on, until the time of disappearance of the nuclear membrane (when the pairs of centrosomes have reached opposite points on the surface of the nucleus), these polar radiations are much more strongly developed than at any later stage (compare the figures on Plates 21 and 22). The pairs of centrosomes seem to wander in a straight line to the surface of the nucleus; and when they have reached the latter they attain their greatest size, which is many times greater than that of the spermatogenic centrosomes, and stain most deeply. When they have reached the nuclear membrane, an axis joining the two centrosomes of a pair is at first usually perpendicular to the nuclear membrane.

After the two pairs of centrosomes have reached the nucleus, they migrate along the outer surface of the latter apart from one another, one to the right and the other to the left of a line connecting the central and distal poles of the cell, until finally they stop on the surface of the nucleus at points about half way between its central and distal poles (Figs. 161—165, Plate 21; Figs. 166—169, Plate 22). They here mark the poles of the definitive mitotic spindle, soon to form; and thus the spindle of the 1st maturation mitosis comes to be formed in a position perpendicular to the axis of the last spermatogenic spindle. There can be no doubt about this conclusion, for in the last spermatogenic division the pole of the spindle marks what has been termed the central pole of the cell, the equator of the spindle, where the *Zwischenkörperchen* plate came to be formed, the distal pole; these two poles of the cell, as we have seen, can be positively recognized up to the present prophases; and in these pro-phases we see one pair of centrosomes wandering to the right, the other to the left, of an axis joining the central and distal poles of the cell. Even at this late stage the distal pole of the cell is clearly marked by its greater amount of cytoplasm and yolk substance, and by the persisting portions of the idiozome cup.

In none of the stages just described is any trace of a central spindle to be seen, nor do any of the polar radiations seem to connect the two pairs of centrosomes. Very probably, however, there is some organic connection between the two centrosomes of a pair while on their migration, even though it be invisible, for otherwise we could not well explain how the centrosomes preserve their close proximity during their migration. But between the two pairs of centrosomes there is neither any visible organic connection, nor yet would any

seem theoretically probable, certainly not as an elastic organ to push the pairs of centrosomes apart, for the two pairs wander apart on the surface of the nuclear membrane, which would necessitate any connecting structure to be bent around the surface of this membrane. In *Pentatoma* also I could find no central spindle present at this stage, though in this form as in *Peripatus* there is a clear central spindle in the spermatogonic divisions. Might this be found to be a general distinction between the prophases of spermatogonic and spermatocytic prophases? It was noted that while the pairs of centrosomes are migrating apart from one another, the pole fibres radiating from them attain a size and distinctness which they do not show again: might not these cytoplasmic radiations be the agency of the movement of the centrosomes along the nuclear surface?

b) The Nucleus.

The prophase of the 1st maturation division becomes marked in the nucleus by the chromatin staining more intensely, and by the coming together of the chromatin granules to form an irregular reticulum (Figs. 127, 128), so that the linin threads become more evenly covered with chromatin than in the rest stage. This corresponds in point of time to the "dense spirem" stage, but in these spermatocytes there is no stage of the formation of a continuous chromatin spirem. Early in the prophase the nucleoli get much smaller, but a portion of one or two of them may frequently be observed near the centre of the nucleus until the time of disappearance of the nuclear membrane. These nucleoli are connected with linin fibres.

The apparent chromatin reticulum segregates into a number of separate strands, the chromosomes (Figs. 129—131, 133, 134). Now in the preceding rest stage the boundaries of the individual chromosomes are generally indistinct, owing to the loose arrangement of their chromatin granules along linin strands, but in some cases outlines of portions of chromosomes can be distinguished (Figs. 102, 105, Plate 20); that is to say, in the rest stage the chromatin granules do not become so dispersed in the nucleus that the integrity of the chromosomes is destroyed. Accordingly, in the prophase now under description the chromatin reticulum is probably only an apparent one, being composed of overlapping and interlacing, but still not continuous chromosomes: so that in the early prophase chromosomes are not being produced by a segmentation of a continuous reticulum, but chromosomes which had, by virtue of their persisting linin connections,

preserved their integrity from the time of the last spermatogonic division, are gradually being more separated from one another by a process of contraction on the part of each chromosome.

All the chromosomes now show, with more or less distinctness, the form characteristic of the synapsis and telophase namely the shape of two longitudinally split rods making together a V or U, the angle or bend of which is formed by a band of linin (Figs. 135—161, Plate 21). They have not, however, the orderly arrangement found in the early telophase, where the central poles of the chromosomes were directed towards one part of the nucleus, the distal ends towards an opposite pole, but are much more irregularly disposed; this irregularity is probably directly referable to the changes the chromosomes had undergone in the rest stage. But the fact that the chromosomes are in exactly the same number, and show very much the same form, now as they did before the rest stage, is a strong corroboration, it seems to me, of the conclusion that they had preserved their integrity through that rest stage.

Each chromosome now, as before the rest stage, is seen to be bivalent, composed of two univalent chromosomes whose central ends are joined by a band of linin (central linin band); further, in the early prophase, each univalent chromosome is seen to be longitudinally split (Figs. 135, 136, 139—147, 149—155, 157—160). The main differences from the chromosomes of the synapsis and telophase are: the chromosomes of the maturation mitosis are more irregular in form; in them the longitudinal split is less distinct; and in each univalent component the chromatin granules form a continuous line of chromatin.

These chromosomes differ from one another in form more in the early prophases than they do when they attain their definitive form; the latter form is reached by a process of gradual shortening up of the chromosomes and condensation of the chromatin granules, whereby the longitudinal split becomes hidden. A glance at the figures shows how multifarious the shapes of the chromosomes are in these stages (Figs. 135—165, Plate 21; Figs. 166—182, Plate 22); but they may all be referred to 4 main types, the evolution of each of which may be examined in succession.

1) Bivalent chromosomes in which the central ends of the two univalent chromosomes are connected rather closely by a band of linin (central linin band), while the distal ends of the chromosomes are not connected together (Figs. 135, 136, 138—141, 144, 147, 148,

151—153, 155, 157—160, Plate 21). This is the most prevalent type, and the one which shows the greatest similarity to the type found in the synapsis and telophase. In some cases the two univalent chromosomes lie in the same straight line (sub-type I); this is shown in Fig. 151, and in the diagram 253, I, of Plate 25. Such a chromosome gradually shortens to the definitive form of a straight dumbbell (Figs. 161, 167, 168, 173, 175—177, 179—182; Plate 25, diagram 253, I), the definitive form. More frequently the two univalent chromosomes form together as U or V (sub-type II) (Figs. 135, 136, 139, 140, 147, 151), and gradually condense to the definitive form of a curved dumbbell (Figs. 153, 155, 157, 159, 161, 167—169, 171—174, 179—181, 182, 192); the evolution of this sub-type is diagrammatized in Fig. 253, II. The definitive form of a bent dumbbell is the one most frequently found in the monaster stage; and to obtain true lateral views of chromosomes in this stage one should consider only those chromosomes at the periphery of the equator, for the ones nearer the centre lie in such a way as not to show their angle of curvature since this angle is peripherally directed. In a third sub-type the two univalent chromosomes lie approximately parallel to one another (Figs. 140, 141, 144, 145, 148, 156, 158, 161) and gradually condense (Figs. 170, 171, 173, 176, 178) to the definitive form of two thick parallel rods (Figs. 179, 182, 185, 186). The mode of evolution of this third sub-type is shown in the diagram 253, III, of Plate 25. This sub-type differs from the other two in that the space separating the two univalent chromosomes is parallel to the long axes of the latter. In all these forms of chromosomes the longitudinal split is clearly marked only at an early stage, and then gradually disappears, or at least remains faintly marked at only one end (then usually the distal), or more rarely at both ends of each univalent chromosome.

2) Bivalent chromosomes in which the two univalent chromosomes are irregularly bent around one another, so that the whole represents the form of a double spiral or an X. In the former case the central ends of the univalent chromosomes are rather closely connected by the central linin band, while the distal ends are unconnected (Figs. 139, 142, 143, 146, 165), and assume the definitive form of two shortened rods parallel to or slightly bent around one another (Figs. 170, 173, 178); this sub-type, represented also in diagram 254, IV, Plate 25, might equally well be considered closely related to sub-type II of type I. Between these chromosomes and the second sub-type of the 2nd type, where the univalent chromosomes lie across one

another so as to form the figure of an X, are found all modifications (Figs. 135, 137, 139, 141, 142—145, 147, 149, 152, 154, 163, 173, 174). In the typical X-shaped chromosomes the two univalent chromosomes approximate only at their middle points, though their central ends still remain connected by the central band of linin (Figs. 141, 144, 154). Thus the chief peculiarity of the chromosomes of this sub-type is in the comparatively wide separateness of the central ends of the univalent chromosomes, i. e. in the length of the central linin thread. At first I inclined to the view that for such X-shaped chromosomes two of the openings of the X represented an unusually wide, divergent longitudinal split, so that the two univalent chromosomes together would present the form of two V's joined at their apices; were this the case, these chromosomes would differ from all the others in possessing an unusually broad persisting longitudinal split. But this view is erroneous. An X-shaped chromosome is formed of two univalent chromosomes, each of a more or less straight rod-form, which lie across one another at their middle points, and whose widely separated central ends are still connected by the central linin band; at an early stage the longitudinal split is clearly seen in the longitudinal axis of each univalent chromosome, so that none of the openings of the X have any relation to this split (Figs. 145, 147, 149, 153, 154). In these chromosomes the longitudinal split, as in all the other chromosomes, disappears almost or entirely before the definitive form is reached, which for the X-shaped chromosomes seems to be usually that of a dumbbell indented at either end. In diagram 254, I—III, are represented the principal modes of evolution of the X-shaped chromosomes, and all the stages here represented have been seen in my preparations.

3) Ring-shaped bivalent chromosomes, each composed of two bent univalent chromosomes, so disposed together that the central end of the one is in close contact with the corresponding end of the other, and joined to it by the central linin thread, while their distal ends are also in close contact but apparently without linin connection (Figs. 141, 142, 146, 148, 150—152, 156, 160, 164). Each univalent chromosome therefore forms approximately one-half of the ring; and at an early stage, though it disappears later, a clear longitudinal split can be seen in the long axis of each univalent chromosome, so that the central space of the ring separates distinct univalent chromosomes and has no relation to the longitudinal split. Such a ring assumes the definitive form by shortening and thickening into a ring

with small aperture and thick wall (Figs. 167, 170, 172, 174, 178, 185). The definitive ring has lost the longitudinal split, and frequently appears to be a perfect ring in as much as there may be no constrictions on its surface to mark the positions of the ends of the two univalent chromosomes; but we shall see that the position of their distal ends may be still recognized by the points of attachment of the persisting distal linin fibres. This type of chromosome is represented in diagram 255, Plate 25.

4) Chromosomes of quadripartite form (Fig. 183). The only two cases of such chromosomes seen by me were in the monaster stage, when the definitive form is reached, so that I have not observed their mode of origin. Such a chromosome has a more or less rhomboidal shape, and is formed of 4 separate chromatin rods. I think it probable that such a chromosome represents a union of two bivalent chromosomes, so that each of its component rods would be a univalent chromosome. This is not a surprising conclusion, since every two bivalent chromosomes are connected by a distal linin fibre. The supposed origin of such chromosomes is represented in diagram 256, Plate 25.

All the types of chromosomes, with the exception of the very rare one last described, are clearly bivalent, each composed, just as in the synapsis and telophase preceding, of two univalent chromosomes whose central ends are joined by the central band of linin. My classification into several types is, however, an arbitrary one, in order to facilitate the description, for there are no sharp lines of demarcation between these types, as a study of the carefully drawn Figs. 134—174 will show. My deductions as to the evolution of each type from the early prophase to the monaster were made by piecing together, and arranging in as natural a manner as possible, the different forms observed. In the early prophases no two chromosomes show exactly the same form, but in my figures practically all the main forms have been reproduced. The deductions as to the lines of evolution of these different forms have been concisely expressed in diagrams 253—256 of Plate 25.

The early stages in the prophases are of the greatest importance in determining the exact constitution of the chromosomes of the 1st maturation division: the composition of them could not at all be determined by a mere examination of their definitive forms found in the monaster stages (Figs. 177—182, 184—188). It is only in the early prophases that the chromosomes have a constitution that can

be readily referred to that of the synapsis and telophase; only then is the longitudinal split of each univalent chromosome clearly marked; and only then, as a rule, is the central linin fibre (*C.P.L* Figs. 135, 136, 139—160, Plate 21) clearly distinguishable since it later becomes more or less covered up by the chromatin, only to reappear in the metakinesis and then in the form of a connective fibre. We shall find that the 1st maturation metakinesis separates entire univalent chromosomes, i. e. is a transverse division of the bivalent chromosome, exactly as in Insects; accordingly the constriction marked by the central linin thread may be called here, as in Insects, the transverse split of the chromosomes. As the figures show, this transverse split may lie perpendicular to the long axis of the bivalent chromosome, and this is the case with all those of an elongate dumbbell shape; but in those where the two univalent chromosomes lie parallel and close to one another, the whole bivalent one may be likened to a very much flattened dumbbell (a dumbbell with the ends pushed together), so that in these cases the transverse split, instead of being perpendicular, is parallel to the long axis of the chromosome (compare the chromosomes in Figs. 161—181).

But in definitive chromosomes of a ring shape, and in others which depart widely from the usual type of a bent dumbbell, what means can be found for determining the position of the central and distal ends of the chromosomes? Without some sure method of determining this question, we cannot explain how such chromosomes become divided in metakinesis. Now in the early prophase the axis of each univalent chromosome is formed by a matrix of linin, the axial linin fibre; at the central end of each univalent chromosome is a comparatively thick band of linin, the central band, which connects this chromosome closely with the central end of another univalent chromosome; and then attached to the distal end of each chromosome is a comparatively thick linin fibre, the distal linin fibre. All these linin structures, with the exception of the axial linin band which is covered and so hidden by the chromatin, can be clearly seen whenever they lie in the plane of the section (compare Figs. 135, 136, 138, 141—149, 153—161, 163—170). The relations of these threads to the chromatin is the same as in the preceding synapsis and telophase (compare the figures on Plate 20), and on this account not only may the same terms be applied to them, but also they may be regarded as morphologically identical with such fibres of linin. And as in those earlier stages it seemed very probable that central, axial and distal threads

of all the chromosomes together constituted a continuous linin spirem, so we may say that in the prophases of the first maturation mitosis this spirem still persists, and that accordingly it had persisted through the rest stage. The direct evidence for the persistence of these linin threads in their original connections, i. e. for the persistence of the linin spirem, in these prophases is as follows. Whenever in the early prophases the central ends of the two univalent chromosomes, which together compose a bivalent one, lie in the same plane of view, a direct connection between these ends is seen to be formed by a distinct linin thread, which is in every way comparable to that of the preceding synapsis and telophase. Then whenever a univalent chromosome is seen strictly laterally its distal end may be seen to be connected with a linin thread usually of greater length than the other; this is directly referable to the distal thread of the chromosome of an earlier stage. Portions of the axial thread of the chromosome can be seen in very early prophases (Figs. 133, 134), and the reason why it cannot be seen later is simply that the deeply staining chromatin becomes evenly distributed along it. Now this axial thread passes continuously at one end into the central thread, at the other into the distal thread: the three together form one continuous thread, exactly as in the synapsis, and in the composition of a bivalent chromosome we have accordingly a continuous linin thread made up as follows: distal thread, axial thread, central thread, axial thread, distal thread. Further, it can be clearly seen in some cases that a distal thread of one bivalent chromosome passes continuously over into a distal thread of another bivalent chromosome (Figs. 147, 149, 155—159, 161, 165, 167). Thus a direct continuity can be observed in the linin connection between two chromosomes. Now since the distal end of one bivalent chromosome has in several cases been observed to be united by a linin thread with one of the distal ends of another bivalent chromosome, I conclude that all the chromosomes in the nucleus are so connected, and that, accordingly, the thicker of the linin threads present in the nucleus together constitute a continuous spirem. The inter-chromosomal fibres would then be the distal fibres, while the linin connections between the two univalent chromosomes of a bivalent one would be effected by the central fibres. In the diagrams 253—226, Plate 25, these two systems of fibres have been shown in red, while the axial fibres have not been delineated.

It may be objected to the conclusion just stated, that I have not directly observed, and show nowhere in my figures, a linin thread

continuous throughout the nucleus, but only portions of a possible spirem. But it must be remembered that these linin elements are delicate structures which can be clearly followed only when they lie exactly in the plane of the section, whereas the chromosomes are distributed very irregularly through the nuclear cavity. One could see the supposed spirem in its total length only if a view could be had of all the chromosomes lying lengthwise in one plane, but they never all lie in such a position. To test the correctness of my conclusion of a continuous linin spirem in this stage, I have re-examined my old preparations of *Pentatoma*: in this form the number of chromosomes is smaller (only 7) at this stage, and in so far ought to show the linin spirem more clearly than *Peripatus* does. In some of the preparations of *Pentatoma*, at about the beginning of the monaster stage, I found in several cases several chromosomes arranged along a continuous thread; and in one case all 7 chromosomes together with the chromatin nucleolus (the metamorphosed chromosome) were connected together by a single continuous linin thread. In another communication I hope to publish my more recent studies on the spermatogenesis in the Hemiptera, and so have reproduced none of my figures of *Pentatoma* in this paper. This relation in *Pentatoma*, then, seems to be fully corroborative of the conclusion of a single linin spirem in the 1st maturation prophase of *Peripatus*.

Arguing from these conclusions, we may say that any comparatively thick linin fibre which joins one bivalent chromosomes with another, joins distal ends of bivalent chromosome, and is the distal linin fibre of the earlier stages. It is the point of attachment of such fibres which serves to mark the distal ends of the two univalent chromosomes which form a bivalent one, and which accordingly, in definitive chromosomes of ring form, show where these distal ends lie, and show further how the axes of such ring chromosomes come to lie in the equator of the spindle.

Besides these thicker linin elements, which apparently constitute together a linin spirem, may be seen in these prophase much more delicate fibrils (Figs. 135, 137, 138, 144, 147, 148, 155, 160, 161), which connect chromosomes together and with the nuclear membrane, and which probably are the same as the delicate fibrils of the synapsis and telophase: these are for the most part just on the verge of visibility, they are not attached with any regularity to particular points on the surface of the chromosomes, and are mainly of short length.

Finally, it may be stated of the elements of the linin spirem, and particularly of the distal threads, that sometimes they do not appear to be thread-like in structure, but to be composed of rows of granules (Figs. 161, 165); possibly this is due to variation in the fixation method. A similar appearance of the linin was figured by me for corresponding stages in *Pentatoma* (1898, figs. 152, 153, tab. 3).

2. Monaster stage.

The point has been reached in our description, when the nucleus has assumed its greatest size, when the two pairs of centrosomes lie at its opposite poles, and when the chromosomes have acquired their definitive form but are still placed irregularly in the nuclear cavity (Figs. 171—174, Plate 22). Near the end of the prophase most of the chromosomes usually lie near the nuclear membrane; this position, like the peripheral position of the chromatin in cells generally during the prophases, I would suggest might be due to the tension of those delicate linin fibrils which attach the chromatin elements to the nuclear membrane.

A line joining the two centrosomes of a pair is not paratangential to, but makes an angle with, the surface of the nucleus (Figs. 168, 169). As was shown, each pair of centrosomes has moved along the nuclear surface through an arc of 90° from its original position in the idiozome cup at the distal end of the cell. Accordingly, the axis of the spindle now to be formed is perpendicular to a line joining the original central and distal poles of the cell. The idiozome mass is usually indistinguishable at this stage, though in some cases may still be seen as a faintly staining mass near its original position.

The next stage commences with the disappearance of the nuclear membrane, which fades away earliest in the region of the pairs of centrosomes (Fig. 176). Unlike *Pentatoma*, the nuclear membrane in *Peripatus* does not first become pulled out into a small cone projecting towards the pair of centrosomes. When the nuclear membrane has disappeared in the vicinity of a pair of centrosomes, a notable change in the nucleus becomes apparent: the linin fibres converge towards the centrosomes, as is shown clearly in Figs. 175, 176. Now the linin fibres which undergo this movement are the distal linin fibres, those which before had connected (as a part of the continuous linin spirem) the distal end of one bivalent chromosome with the distal end of another. Whether also the delicate fibrils, those which connected chromosomes with the nuclear membrane, likewise converge towards

the centrosomes, could not be determined. These converging linin fibres are the first appearance of the mantle fibres of the spindle, which converge towards and then connect with the centrosomes. A careful study was made of a number of cells in this stage (which is not at all abundant), and the result of this examination was that no evidence was obtained to show that mantle fibres grow from the centrosomes to the chromosomes, while all the appearances suggest that the mantle fibres are formed by the distal linin fibres of the nucleus first directing themselves towards, then attaching themselves to, the centrosomes. My observations show that these distal linin fibres have no orderly arrangement in the nucleus, until the nuclear membrane begins to disappear, when they all direct themselves towards the centrosomes.

This observation stands in full accord with our present conception of the rôle of centrosomes and chromosomes; the centrosomes form attractive centres which attract to themselves (by a force yet unexplained) the various fibrous structures of the cell; whereas the chromosomes show no phenomena suggestive of an attraction for other structures. And after making this observation I was agreeably surprised to find that it suffices to fully explain why in *Peripatus*, and why also in probably most other objects, the distal ends of the mantle fibres are attached to certain definite points on the surface of the chromosomes. When all the chromosomes lie in the equatorial plate it can be clearly determined that all the chromosomes are so placed, that the distal ends of the mantle fibres are connected to the distal ends of the univalent halves of the bivalent chromosomes (Fig. 177, 179—182, 184—186). There is apparently absolute regularity in this arrangement in all the cases studied by me. Now if for these cells in *Peripatus* the origin of the mantle fibres had not been determined, yet their regular attachment to the distal ends of the chromosomes would render it very likely that these fibres had not grown out from the centrosomes to the chromosomes; for on the assumption of such a mode of formation, how could it be explained that the distal ends of such outgrowing fibres attach themselves with the greatest regularity to the morphological distal ends of the chromosomes, when the chromosomes vary much in form, and when the chromosomes exert apparently no attractive influence upon other structures? On the other hand, all the subsequent observations here detailed will be found to corroborate the observation, that the mantle fibres grow out, under the attractive agency of the centrosomes, from definite points on the chromosomes

towards the centrosomes; these mantle fibres are genetically the distal linin threads of the chromosomes, and these threads are from the first attached to the distal ends of the chromosomes.

Thus the mantle fibres have at the start insertions on the distal ends of the chromosomes, and apparently these points of insertion do not become shifted at all, or only to a very slight degree. Each bivalent chromosome (compare the description of the prophases) is made up of two univalent chromosomes, the central ends of which are closely bound together by a central band of linin; from the distal end of each univalent chromosome a mantle fibre passes to one of the pairs of centrosomes. By the tension of the mantle fibres the chromosome takes such a position in the equatorial plate, that the distal end of one univalent component becomes directed towards one pole of the spindle, the distal end of the other univalent chromosome towards the other pole; thereby the central band of linin joining the central ends of the two univalent chromosomes comes to lie exactly or approximately in the plane of the equator of the spindle (Figs. 179—182, 184—186). It is on account of this arrangement of the distal ends of the mantle fibres on the distal ends of the chromosomes, that in the metakinesis of the 1st maturation division the central linin threads become ruptured, and accordingly whole univalent chromosomes become separated.

But this conclusion, as to the arrangement of the axes of the bivalent chromosomes in the 1st maturation spindle, was not deduced only from the axial relations of the points of attachment of the mantle fibres upon them. If at the end of the prophases, but before the nuclear membrane has vanished and before mantle fibres have appeared, the chromosomes, which have attained their definitive form, be examined, their composition out of univalent chromosomes can be readily seen, and is corroborated by the formation of the chromosomes in the synapsis stage; the most frequent type of these chromosomes is that of a bent dumbbell, the transverse constriction of which marks the point of union of the central ends of two univalent chromosomes. Now this constriction, which before, as we have seen, was marked by the central linin fibre, subsequently comes to lie exactly in the plane of the equator. Accordingly, even had I been unable to make any definite observations as to the mode of origin of the mantle fibres, we could notwithstanding deduce with certainty that in the equatorial plate each bivalent chromosome becomes so disposed, that one of its uni-

valent chromosomes is directed towards one pole of the spindle, the other univalent chromosome towards the opposite pole.

Accordingly, in the completed monaster stage all the bivalent chromosomes are so arranged, that their transverse constrictions (i. e. the points where the central bands of linin join the central ends of the univalent chromosomes) lie in the equatorial plane. In the equatorial plate, on lateral views, the true outlines of the chromosomes can be best determined for those which lie nearest the periphery: there it can be seen that in the most frequent type of chromosome, the bent dumbbells, the convexity of the chromosome is usually directed away from the central axis of the spindle. The mantle fibres are very conspicuous by deep staining with iron haematoxyline or the triple stain of HERMANN, and the distal end of each univalent chromosome seems to be connected with one of the pairs of centrosomes by two mantle fibres. It is, however, difficult to determine whether there are two fibres separate for their entire length; it seems rather, that the mantle fibre is unsplit at the point of attachment to the centrosome, and it is certain that it is split at its point of attachment on the chromosome. At each pole of the spindle there are two centrosomes: what I could not satisfactorily determine by observation, was whether from each centrosome there passes one fibre to one end of the chromosome (i. e. whether the originally single distal linin fibre splits into two each attached to a centrosome), or whether only one of the centrosomes of each pair is connected by a mantle fibre with a chromosome (and then this mantle fibre splits at its distal end). The difficulty in determining this point lies in the fact, that the line joining the two centrosomes of a pair is not perpendicular to, but makes an angle with, the axis of the spindle. But from the relations to be observed in later stages, the former alternative may be assumed to be the correct one, namely that the originally single mantle fibre has split through its entire length into two, and that the proximal end of the one fibre is attached to the one, the end of the other fibre to the other, centrosome of the pair.

When the nuclear membrane disappears, the pole fibres are seen to have diminished greatly in volume and number (Figs. 175, 176, 179—182). This is in striking contrast to their great development during the time of migration of the centrosome pairs (Figs. 162—169).

No traces of nucleoli are to be seen at the completed monaster stage. When the chromosomes are arranged in the equator of the

spindle their number can best be counted, but this is not easily done on account of their irregular form and dense grouping. By carefully drawing all the chromosomes in a number of nuclei, and then counting the chromosomes upon the drawings, the following results were obtained, giving the number for each nucleus separately: 14, 14 or 15, 14, 14 or 15, 14 or 15, 13, 14, 14, 14 or 15, 13 or 14, 14 or 15, 16 (?), 14, 14, 14. Thus the counts varied from 13 to 15, in one doubtful case 16; in those cases where the chromosomes could be most favorably counted (Figs. 187, 188, pole views), it was found to be 14; and accordingly it would appear practically certain that the number in the 1st maturation monaster is 14. This is just half the number of the chromosomes found in the spermatogonic divisions. The figures (camera drawings) show how greatly the volume of the individual bivalent chromosomes of the same plate varies.

The cell body during the prophase has undergone considerable changes. In the preceding rest stage it showed a distinct polarity: a distal pole, marked by a large accumulation of yolk and cytoplasm, can be readily distinguished from a central pole, where the nucleus lies (Figs. 99, 101, 103, 104, 106, 108—111, Plate 20). To follow the subsequent changes in form undergone by the cell body it is best to study those spermatocytes which lie free in the fluid of the seminal vesicle, since there the cells are to least extent subject to mutual pressure. When the two pairs of centrosomes reach opposite points on the surface of the nucleus, and are the centres of well-marked cytoplasmic radiations, the cell body has a more truly spherical form, and the yolk globules are arranged in a layer close to the cell membrane (Figs. 168, 169, Plate 22). At the time of the complete monaster stage, the yolk globules are all placed in a single layer at the periphery of the cell, pretty evenly distributed along the whole inner surface of the cell membrane (Figs. 179—182), and no longer as before mainly at the distal pole of the cell. Thus simultaneously in the cytoplasm we find the formation of astral radiations, the rounding off of the cell body, the gradual disappearance of the idiozome mass, and the rearrangement of the yolk. This coincidence might lead one to consider that the pole radiations are in some manner responsible for the movements of the yolk and the rounding of the cell body (Figs. 161—165, Plate 21; Figs. 166—169, 175, 176, 179—182, Plate 25). But since at later stages cell movements are clearly marked, as well as further rearrangements of the yolk globules, it might seem more probable that these movements are due to a flowing or current of the

cytoplasmic substance, such as AUERBACH (1874) and CONKLIN (1899) have described.

3. Metakinesis and Dyaster.

In the equatorial plate each of the 14 bivalent chromosomes is so arranged, that for each of them the central linin fibre (that which joins the central ends of the two univalent chromosomes) lies, as far as is compatible with the form of chromosome, in the plane of the equator of the spindle (Figs. 179—182, 184). In the metakinesis each bivalent chromosome becomes so divided that one whole univalent chromosome is separated from the other, whereby the central linin fibre becomes stretched out to form a connective fibre (Figs. 185, 186, 189—193). This is a true transverse or reduction division, exactly as in the 1st maturation division of the spermatogenesis in *Pentatoma* (MONTGOMERY, 1898). Any-one who has taken the pains to read carefully all the chromosomal changes from the time of the last spermatogonic mitosis, and who has compared the figures, will, I think, grant the correctness of this conclusion, and will not be inclined to consider it as an equational division of a heterotypic character. It is further interesting to note, that the two univalent chromosomes which compose a bivalent one are not always of the same volume; so that in the metakinesis chromosomes of different volumes are separated from one another; this is readily explainable when it is recalled that a bivalent chromosome represents two chromosomes of a spermatogonic mitosis, and that the latter vary in size.

In this metakinesis the distal ends of the separating univalent chromosomes point to the poles of the spindle, due to the fact that the contracting mantle fibres are attached to these distal ends. Thus the univalent chromosome has reversed the position taken in the last spermatogonic metakinesis: in the latter the central ends of the chromosomes come to lie nearest the spindle poles. Chromosomes which have the more frequent bent-dumbbell shape have their univalent portions separated more or less in the direction of a straight line. Chromosomes of an annular or flattened shape become usually so halved, that first the distal ends of the univalent chromosomes become separated, then the central ends.

When the daughter (univalent) chromosomes are thus separating, the longitudinal split becomes again apparent in them. At first this split appears usually as a constriction of the surface of the chromosome, in a line more or less parallel to the axis of the spindle

(Figs. 185, 189, 192—198). Often the split first appears not as an annular constriction, but as indentation of one end of the chromosome (Figs. 186, 190, 193—198), and then usually of that end (distal end) which points towards that pole of the spindle to which the chromosome is being pulled. An examination of the figures shows that the split after metakinesis, even though at first it appears to be only a constriction, corresponds in position exactly with the longitudinal split of the early prophases of the maturation mitosis: it is placed perpendicularly to the axis of the transverse split of the bivalent chromosome; and whereas the latter coincided approximately with the plane of the equator of the spindle, the former is more or less at right angles to this plane. In the early prophases the longitudinal split was parallel to the long axis of the univalent chromosome; in the monaster it is frequently absent, but in some cases is still marked by a slight indentation at one or both ends of the chromosome; and since in the metakinesis the split becomes clearly apparent, one may conclude that, morphologically speaking, it had not disappeared in the monaster stage but had simply become marked by a close approximation of its edges. A consideration of these facts resolves the method of determining how the two splits in the bivalent chromosomes lie with relation to the another, into the following formulation: conceive the two univalent chromosomes to lie in the same straight line, their central ends joined by the central linin thread; then the latter thread marks the transverse split of the chromosome, while in the long axis of each univalent chromosome lies the longitudinal split. This relation of the two splits to one another is actually maintained in chromosomes of the dumbbell form. But in those in which the two univalent chromosomes lie parallel to one another, the longitudinal splits would seem to be parallel to the transverse split. All my observations would show that the split or indentation or constriction which appears in the univalent chromosomes during the metakinesis and after, corresponds in position exactly with the longitudinal split of the early prophase. And it is necessary that this point should be determined with exactitude, for the split which appears during metakinesis comes to coincide with the equatorial plane in the 2nd maturation division, and so it is proven that the latter is an equational division.

During metakinesis the pairs of centrosomes lie close to the cell wall, and the pole fibres are very feebly developed. During this stage the centrosomes have undergone a change in position: a line joining

the two centrosomes of a pair no longer makes an angle with the axis of the spindle but is usually perpendicular to it.

After the metakinesis the daughter chromosomes are pulled apart to opposite poles of the spindle (Figs. 193—198); this process must be a rapid one judging from the scarcity of these stages. The movement of the chromosomes is in the shortest line to the spindle pole; accordingly the line of movement of the more peripheral chromosomes forms an angle with the axis of the spindle, so that to secure true lateral views of such daughter chromosomes, they must be seen from a half polar, half lateral position (Fig. 198). The further the chromosomes become separated from one another, the more clearly can be seen the connective fibres stretched out between corresponding daughter chromosomes; these fibres are of course morphologically the central linin threads. Each connective fibre is comparatively thick and appears doubly contoured, probably due to its being tubular rather than solid in structure.

Later the cell becomes elongated in the line of the spindle (Figs. 198, 200). There is no visible evidence of a central spindle at this stage, so that if it be that the elongation of the cell be due to a central spindle, the latter is invisible. There are movements, probably currents, within the cell body at this time, as is shown by the movement of the yolk globules along the cell membrane to a broad zone in the equatorial plane (Fig. 200), where the cell constriction will be effected.

The chromosomes finally come to lie at the opposite poles of the spindle; this may, from analogy, be termed the "dyaster" stage (Figs. 200—202). They lie often so close together as sometimes to be almost indistinguishable from one another, but they undergo no change in structure and certainly do not fuse together, as is shown clearly in those cases where they are not closely approximated (Fig. 200).

It is about the dyaster stage that the division of the cell body occurs. This is effected by a gradually ingrowing annular constriction in the equatorial region (Figs. 200—202). There is no formation of either a cell plate or of a spindle plate (*Zwischenkörperchen*-plate). The connective fibres are at the equator pushed inwards by the agency of the constriction, and from this point diverge outward towards the poles of the spindle. Then they gradually disappear, first those portions of them attached to the chromosomes, then those near

the equator of the cell (Fig. 202); this process shows that they may be drawn into the substance of the cell body, or enter into the constitution of the cell membrane, but that they are certainly not retracted into the chromosomes.

A word as to the cytoplasm during these stages. Near the end of the prophase, when the two pairs of centrosomes are wandering apart, the latter are the centres of strongly marked cytoplasmic asters (Figs. 161—165, Plate 21; Figs. 166—169, Plate 22). A considerable portion of the cytoplasm seems to be included in the formation of these asters, but not all of it, for at their distal ends the astral radiations pass gradually into a reticulum. When the nuclear membrane disappears completely these astral radiations have become so reduced, that only few and very delicate pole fibres are to be seen (Figs. 179—182, Plate 22). This is not due to any fault in the fixation process, for side by side in the same section all the various degrees of astral development can be met with. From the stage of the monaster on there is a broad zone in the equator of the cell, where a loose cytoplasmic reticulum is found. On pole views (Figs. 187, 188) of the spindle, this zone can be seen very clearly: the loose reticulum is seen to be composed of large, apparently anastomosing fibres, suspended in a structureless fluid, and extending more or less radially from the chromosomes to the cell membrane; in some cases it appeared that these fibres were actually attached to the chromosomes, but this could not be determined positively. Thus, from the stage of the monaster on, a very large proportion of the cytoplasm seems to continue in a condition very much like that of the rest stage, though less dense, unattracted by the centrosomes, and this in cells where the achromatic spindle extends through the greater length of the cell.

Apparently the centrosomes attain their greatest dimensions and stain most deeply, just before the disappearance of the nuclear membrane, at the time when the astral radiations are most strongly developed; and from this stage on the centrosomes appear to diminish in size and staining intensity. Certainly it is just at the end of the prophase that they are most distinct, and I do not think it due to an illusion that they seem smaller afterwards. The coincidence is interesting, that when the centrosomes are largest and stain most deeply the astral radiations are most fully developed; or in other words, it would seem that when the centrosomes are largest and stain most strongly they exert the greatest attractive influence upon the other cell structures.

4. The Second Maturation Division.

In each spermatocyte of the 2nd order, the product of the division of the spermatocyte of the 1st order, there are 14 univalent chromosomes grouped closely together near the centrosome pole (Fig. 199). The two centrosomes of a pair do not begin to wander apart from one another until this late stage in the dyaster, unlike the case in *Pentatoma* (MONTGOMERY, 1898) where this movement commences as early as the metakinesis. The two centrosomes wander apart in a line perpendicular to the axis of the previous spindle (Figs. 200–202); during this process I could not determine the presence of a central spindle (which is clearly marked in *Pentatoma* at this stage), and pole radiations are exceedingly faint. The centrosomes have become very small in comparison with earlier stages, and are scarcely larger than those of the spermatogonic mitoses. When the centrosomes separate it can be clearly seen that from each of them there passes one mantle fibre to each one of the chromosomes, so that each centrosome forms the apex of a pyramid of very delicate mantle fibres: this is quite corroborative of my previous result, that in the monaster stage of the foregoing division there are attached to each chromosome two mantle fibres from each pole of the spindle. I have found only a few cases showing this early separation of the centrosomes, so that it probably proceeds with relative rapidity. Finally the centrosomes reach points where they occupy the ends of a diameter of the cell placed at right angles to the axis of the previous spindle.

Thereby the univalent chromosomes become gradually moved into the equator of this 2nd maturation spindle in such a way that their constrictions (longitudinal splits) come to lie in the plane of the equator (Figs. 203, 204). These chromosomes are univalent, and no ring-forms are found; many of them have the form of an elongated dumbbell, others of a flattened dumbbell; their constrictions are the marks of the longitudinal splits, and are usually clearly apparent at this time.

Now if the original spindle of the 1st maturation division were still present we would find that the axes of the constrictions on these chromosomes would be approximately parallel to the axis of that spindle. Hence though the achromatic spindle of the 2nd maturation mitosis has come to occupy a position at right angles to that of the first, the chromosomes themselves have undergone no such revolution upon their axes, but each univalent chromosome now lies in the same

position as it occupied in the metakinesis of the former division. In my paper on *Pentatoma* (1898) I correctly interpreted the 1st maturation division as a transverse splitting of the chromosomes, i. e. as a separation of entire univalent chromosomes. But in that paper I interpreted the 2nd maturation division as likewise a transverse division of the chromosomes (reduction division in the sense of RÜCKERT, 1894), for then I had not interpreted the position of the constriction of the chromosomes correctly and consequently assumed that these chromosomes were turned on their axes through an angle of 90° . This longitudinal split in the chromosomes was quite correctly interpreted by PAULMIER in a preliminary note (1898); and in a note of my own (1899) I acknowledged the correctness of PAULMIER's conclusion: my error was one of interpretation rather than of observation. Accordingly in the Hemiptera just as in *Peripatus*, the 1st maturation division separates entire univalent chromosomes (is a reduction division in the sense of WEISMANN), the 2nd maturation division is an equational division. Since then, as has been shown in another section of the present paper, the split of the univalent chromosome of the 2nd spermatocyte is a true longitudinal split corresponding perfectly in position with the longitudinal split of the early prophase, it follows that the univalent chromosome does not become turned upon its axis to take its place in the equator of the spindle; and hence in *Pentatoma* also there can be no such torsion of the chromosomes as had been at first assumed by me for *Pentatoma*.

The early reappearance of the longitudinal split in the metakinesis of the 1st maturation mitosis cannot be ascribed to any agency of the mantle fibres, but rather to an active movement on the part of the chromatin itself.

In the metakinesis of the 2nd maturation division each chromosome becomes halved in the plane of the longitudinal split (Figs. 204—208), so that each daughter cell (spermatid) receives one half of each of the 14 chromosomes of the mother cell (2nd spermatocyte; Figs. 209, 210). Dependent upon the form of the chromosome, and upon the position of its longitudinal split, is the position of the plane of division; thus while the plane of division may sometimes be perpendicular to the long axis of the chromosome, in other cases it may be parallel to it. But a careful study shows that with great probability all the chromosomes of the 2nd maturation division are halved through a plane that coincides with the plane of the longitudinal split. In this way each daughter cell receives a half of each chromosome of

the mother cell; and since the latter were found to be morphologically univalent (with relation to the chromosomes of the spermatogonic mitoses) the chromosomes of the spermatids are therefore semivalent. This valence in the different generations of the spermatogenesis is then as follows:

spermatogonia	28	univalent chromosomes
1st spermatocytes	14	bivalent chromosomes
2nd spermatocytes	14	univalent chromosomes
spermatids	14	semivalent chromosomes.

Following the metakinesis of the 2nd maturation division the daughter chromosomes become pulled apart to opposite poles of the now elongated spindle (Figs. 208—210). The connective fibres which become stretched out between them may be regarded as derivatives of the linin (axial threads) within the chromosomes. It is difficult to determine whether the centrosomes are now double or single at each pole, owing to their extreme minuteness; in some cases there appeared to be two at each pole of the spindle, in some cases only one. Neither in these stages nor in any of the preceding ones do the centrosomes stand in connection with extracellular flagella, though I have searched carefully for such structures in the free-lying cells of the seminal vesicle.

Exactly as in the 1st maturation division, the cell body divides by an annular equatorial constriction, without any formation of a cell plate (Figs. 209, 210). A spindle plate (*Zwischenkörperchen*-plate) is however formed, apparently by equatorial thickenings of the connective fibres as in the spermatogonic mitoses; these thickenings become gradually pushed together by the equatorial constriction of the cell body (Fig. 210). The ends of the connective fibres which are attached to the chromosomes are the first to disappear.

5. Structure of the Spermatozoon.

So far only have I followed the spermatogenesis. The chief interest in the metamorphosis of the spermatid into the spermatozoon is found in the fate of the centrosomes; and since in the spermatid the centrosomes are exceedingly minute, *Peripatus* seemed an unfavorable object for this study.

But a final word as to the structure of the mature spermatozoon, in so far as it could be determined by sections of fixed and stained material without disassociation preparations (Figs. 211, Plate 22). The head (*H*) is long and slender, tapering very gradually to a point; it

takes intensely all chromatin stains. At its free end is a short, very delicate thread which stains but faintly: this is probably comparable to the so-called "Spiess" of other spermatozoa (*S*). The middle piece is a short cylindrical rod (*M.B*), of narrower diameter than the proximal portion of the head. The flagellum (*Fl*) is proximally of about the same diameter as the middle piece, a slender thread several times longer than the head, but how long could not be determined in sections. With the triple stain of HERMANN the head stains deep red, the middle piece blue, and the flagellum faint lilac.

VII. The Giant Spermatogonia.

Under this provisional name will be described certain cells of the testis, which do not appear to stand in the direct cycle of development of the germ cells.

These cells are found in the periphery of the testis, in the zone of the spermatogonia, and even with a low power of the microscope (such as obj. A, oc. 4) can be easily recognized by their large size and clear appearance (Figs. 214—216, Plate 22; Figs. 217—227, Plate 23). Their number varies in different testes. On one slide containing 111 sections, 4 of these cells were counted; and perhaps on an average one is to be found in every 25 or 30 transverse sections of 6 μ thickness. Since in each cross section of the testis at least two hundred spermatogonia are present, the number of the giant cells is relatively a very small one.

These cells lie among the spermatogonia, never in the sheath of the testis, nor yet in the region of the spermatocytic divisions. They show no relations to the fibre cells of the testis. But in the form and number of their chromosomes they resemble the spermatogonia. For these reasons they may be classed as spermatogonia, and as "giant spermatogonia" be distinguished from the true spermatogonia which produce the spermatocytes.

All of the giant spermatogonia observed by me (and I have studied at least 100) were in stages of mitosis. What is particularly remarkable is that these mitoses represent stages from the late prophase (the chromosomes in their definitive form and number) up to the beginning of the anaphase (when the nuclear membrane is first appearing); no cells of equal volume and appearance were observed in earlier or later stages. Now where are the rest stages and early prophases which surely should precede, and the anaphases which

should follow, the observed stages? Certainly resting cells of this volume could not escape detection, but I have never seen any resting spermatogonium of the volume of one of these dividing cells, with a single exception to be described below.

Now the testis in which these giant cells were most numerous was also the one in which degenerating spermatogonia were most numerous; while in all other testes there were but few of these cells and but few degenerating cells. This leads to the conclusion, which all the observations seem to substantiate, that these giant cells are hypertrophied spermatogonia whose mitosis proceeds normally as far as the beginning of the anaphase, when katalytic atrophy sets in and ends in complete degeneration. We may take as a starting point a normal spermatogonium, the prophases of mitosis of which have proceeded normally up to that point when the chromosomes have acquired their definitive form and number, and when the nuclear membrane has disappeared. If at this stage the cell volume should greatly increase (probably by an intussusception of fluid from without), we would have exactly the appearance of a giant spermatogonium, namely great relative volume of the cell body and clear appearance. This is I think what really takes place, namely an abnormal increase in volume towards the end of the prophase. If this were not the case, we should find resting cells of equal volume in the zone of the spermatogonia, but these are not found.

In the earliest stages of mitosis of these giant cells the chromosomes lie irregularly throughout the cell; they have about the same form and appearance, but appear to be slightly smaller, than those of the normal spermatogonia (Figs. 214—216, Plate 22). Sometimes before their arrangement in the equator each shows the longitudinal split. Their number appears to be the same as in the normal spermatogonia, but it is difficult to count them exactly owing to the fact that each one of the large cells may extend over from 3 to 5 sections, so that two successive sections often contain portions of the same chromosome: this explains why the numbers obtained were somewhat greater than the normal number, 28. In five cells in which they were carefully counted by drawing, the following numbers were obtained: 28, 30, 30, 34, 34. The cell substance appears to be composed to great extent of a thin structureless fluid, in which are suspended delicate fibres and a usually considerable number of yolk globules. The achromatic spindle is exceedingly delicate (as it is in all later stages), more delicate even than in the normal spermatogonia, so that its in-

dividual fibres can be barely distinguished (Figs. 216, 221); in my figures these have been represented much too distinctly. An exceedingly minute centrosome is present at each pole; sometimes (Fig. 221) each centrosome appears to be immediately surrounded by a small attraction sphere (in the sense of VAN BENEDEN, 1883).

In the monaster stage (Figs. 217—220, Pole views) the chromosomes are arranged so that their long axes are arranged perpendicular to the long axis of the spindle. The spindle appears nearly round in profile, and its length only about a third of the greatest diameter of the cell. (Some of the figures do not show this greatest diameter.)

In the following metakinesis the chromosomes become longitudinally separated (Figs. 221, 222), in the same manner that has been described for the metakinesis of the mitoses of the normal spermatogonia. It is to be noted that while the spindle elongates somewhat in this stage, its poles fall short of reaching to opposite ends of the cell.

In the anaphase the appearance is much as in the normal spermatogonia, except that owing to the shorter relative length of the spindle the two chromosome plates do not reach the cell wall (Figs. 223—225). The centrosomes and mantle fibres are very indistinct. The cell body constricts, in its progress pushing the connective fibres axially; as a thickening of some of these fibres in the equator is formed a Zwischenkörper-plate (Figs. 224—226). When the daughter cells have constricted apart up to the region of this plate, an interesting relation of the cell membrane in this region becomes apparent (Fig. 225): a similar relation has been figured by MEVES (1896) for *Salamandra*. In the equator the membranes of the two daughter cells are contiguous, except in the immediate region of the Zwischenkörperchen-plate, where they are separated by a space that surrounds the latter. May this space be a result of an expansion or growth of the Zwischenkörperchen, which connects the two cells?

The last stage found in the mitosis of these giant spermatogonia was an early anaphase. The nuclear membrane had appeared in each daughter cell, and the outline of the nucleus appears lobular (Fig. 226). The chromosomes are irregular in form, and some of them show signs of a longitudinal split.

Reference must here be made to two large resting nuclei. The smaller one (Fig. 212, Plate 22) was found in a mass of normal resting spermatogonia: while much larger than the nuclei of the latter, its amount of chromatin appeared very clear with long linin fibres con-

necting widely separated chromatin masses. Possibly this case represents the commencement of hypertrophy, whereby a normal nucleus becomes transformed into a nucleus of a giant cell. The other case (Fig. 213) was a huge nucleus, with a thin envelope of cytoplasm, found in another testis among resting spermatocytes. This nucleus, besides its volume, was peculiar in containing two large, spherical, nearly homogeneous bodies (*n.2* Fig. 213) which stained very faintly while the much smaller true nucleoli stained deeply; these bodies should probably be classed in the large category of problematical "nucleolar" structures. No other nucleus found resembled this one in its size or in the presence of the peculiar "nucleolar" bodies.

As has been already noted, the giant spermatogonia were most abundant in a testis in which degenerating cells in the zone of the spermatogonia were also most numerous. Each such degenerated cell shows a more or less rounded, deeply-staining mass (probably the atrophied nucleus) lying in a clear, almost structureless substance enveloped by a membrane. Often the degenerating cells occur together in pairs, sometimes in larger groups. The mitoses of the giant spermatogonia show signs of degeneration especially in the small size and faint staining-power of the achromatic spindle, as compared with the normal mitoses. Most of them further are characterised by an unusually large amount of yolk (Figs. 215 A, 216, 217, 221, 224, 225), an amount which possibly stands in some relation to their abnormalities, if it is not a direct cause of them: it would seem that this large amount of yolk hindered the processes of mitosis. These are reasons for considering that the giant spermatogonic mitoses result in degeneration of the cells. In Fig. 220 is given a pole view of a monaster stage: here there are 28 chromosomes, and in the cell a large rounded body (*x*) staining intensely like the chromatin; this body appears to be not yolk, but nucleolar or chromatin matter in a hypertrophied state, and would appear to point to hypertrophied degenerative processes in the cell. The other case, Fig. 227, represents a cell of the size and general clear appearance of a giant spermatogonium, but contains a deeply-staining mass, apparently chromatin (*x*); I think that this in a degenerated anaphase, the large staining mass representing one metamorphosed chromosome plate, while a corresponding chromosome plate of the other clear cavity of the cell has possibly been removed by the microtome knife. In Fig. 223, the three bodies marked *x* seem to be abnormally large yolk globules.

The foregoing observations point very strongly to the conclusion

that the giant spermatogonia are spermatogonia which commence with hypertrophy and end with atrophy. Though I have not been able to find all stages in this line of degeneration, yet we may reasonably conclude that these cells do not represent a special generation of spermatogonia, but that they stand out of the regular line of the spermatogenetic cycle. For this reason I have relegated their description to this part of the paper.

VIII. The Number of Chromosomes in Cells not of the Spermatogenetic Series.

Here will be mentioned briefly some observations on the number of chromosomes in tissue cells of *Peripatus*, which tend to show that the number of chromosomes in the spermatogonia, namely 28, is apparently the same as in the tissue cells, and accordingly that this number may be called the normal one. The only tissues which I had the opportunity to examine, besides those of the male genitalia whose cells do not fall into the spermatogenetic category, were the sheath cells of the testis, the blood cells (some of which adhered to the surface of the genitalia), and certain cells of the ovogenetic series and cells of an embryo.

1. Yolk Cells of the Testis Sheath.

Fig. 238, Plate 23, shows a cell in the prophase of mitosis, apparently a segmented spirem stage. Some 19 chromosomes can be counted. I could not be sure, however, that all the chromosomes were contained in this section.

2. Blood (haemolymph) cells.

Fig. 234, Plate 23, shows in contact with the outer surface of a testis a portion of a pseudoepithelium consisting of two cells, without definite cell boundaries. One of the nuclei is very small and in the rest condition. The other is in mitosis, and is evidently the pole view of a monaster stage; it shows approximately 26 chromosomes.

3. Cells of the Ovogenetic Series.

Fig. 228, Plate 23, shows a pole view of a monaster stage of an ovogonium, containing 28 chromosomes.

Figs. 230, 231 show two sections, which contain all the chromosomes, of a mitosis of one of those cells of the ovary which form the stalks by which the ova are attached to the surface of the ovary.

This cell seems to contain 34 chromosomes, i. e. 6 more than the number in the spermatogonia; but probably in some cases portions of the same chromosome may have been contained in each section, so that it is probable that only 28 chromosomes are present.

One egg cell was found in the prophase of the 1st maturation division. Unfortunately this large cell extended over several sections and some of the sections had been lost so that the number of chromosomes could not be determined. This cell was supported by a stalk to the outer wall of the ovary, and was not free in the uterus.

4. Embryonic Cells.

In one of the oviducts at my disposal was a young embryo with numerous mitoses.

Fig. 229, Plate 23, represents a monaster stage of one of the large entoderm cells, showing all the chromosomes, of which there seem to be exactly 28.

Fig. 232, of the same Plate, represents a lateral view of a stage in the formation of the monaster from an ectoderm cell of the same embryo: only a few of the chromosomes shown. This figure shows an appearance of the centrosomes which was not seen by me in any cells of the spermatogenetic series, namely the centrosomes are either very large or else there is an attraction sphere around each of them. Numerous cases of ectodermic mitoses were found, and in them the number of chromosomes seemed to be approximately 28.

These observations render it probable that in the tissue cells examined, in the ovogonia, and in the embryonic cells the number of the chromosomes is 28. It is also interesting to note that in all these cells the form of the chromosomes is like that of those of the spermatogonia.

IX. General Part.

Here I do not intend to give any general summary of my observations, but only to present a few general conclusions in regard to a certain portion of the observations.

1. Relations of Chromatin and Linin; the Chromosome Concept; the Individuality of Chromosomes.

Within the nucleus, besides the nuclear sap (caryolymph) and the true nucleoli, are found the structures which compose in the resting

cell the so-called "nuclear reticulum". In most nuclei of Metazoa, if not in all, this is made up of two distinct elements: 1) the linin (so-called achromatic) network, along or in which is found 2) the chromatin. Whether there is more than one substance included under FLEMMING's term „chromatin" need not be discussed here. The point of importance for the present consideration is that the chromatin whether in the form of threads, minute granules, or larger masses, appears always (in the Metazoan nuclei which have been carefully studied) to be connected with linin threads or fibrils, and never to be freely suspended in the caryolymph without linin connections. In rest and in mitosis, wherever there is chromatin there would seem to be linin connected with it. Besides the linin which thus forms the supporting portion of the nuclear reticulum, there are found also achromatic fibres which may connect chromatin granules with the nuclear membrane, or which may form delicate networks in the nuclear sap (as shown by HEIDENHAIN, 1892; HEIDENHAIN describes the lanthanin granules as distributed along these fibres). Whether such achromatic structures are morphologically and chemically similar to linin of the nuclear reticulum, is, I think, by no means determined; in my description I have called them "secondary linin fibrils" for convenience in distinguishing them from the other achromatic threads.

Though this relation of the chromatin and linin seems to be well proved for Metazoan nuclei in general, yet frequently there is a loose use made of the term "nuclear reticulum", a use which would imply that it might consist simply of chromatin. Such loose usage is to be deplored, for it tends to obscure the clear concept of the spatial relations of chromatin and linin.

In the state of union of chromatin and linin which is called a "chromosome" (WALDEYER, 1888) the chromatin granules are more densely concentrated than in other stages, but linin connections of the granules still continue, and form the matrices of the chromosomes. When the nucleus passes into the rest stage the chromatin granules separate more widely from one another, but their linin connections still remain. Now it is the continuance of these linin connections which affords a basis for understanding the movements of the chromatin and which I think puts into a somewhat new light the concept "chromosome". First let us briefly review the observations on the spermatogenesis of *Peripatus*, in so far as they bear upon this point; these results are shown concisely in the diagrams 257—261, Plate 25.

In the early prophases of the last spermatogonic mitosis the chromatin granules arrange themselves evenly along a linin thread, which is probably single and continuous. This corresponds to the stage of the "dense spirem" or "continuous spirem"; to the continuous linin thread has been given by me the term "linin spirem". Now my observations show that in *Peripatus* very probably this linin spirem remains continuous and unbroken, not dividing into segments, from this stage on to the formation of the spindle in the 1st naturation monaster. Next the chromatin along this spirem segregates into 28 rod-shaped bodies, the chromosomes; but though the chromatin thus segments the linin spirem remains continuous (Fig. 257). The only portions of the linin spirem which can be seen are the inter-chromosomal fibres; that portion of the linin spirem which forms the matrix of each chromosome, and to which I have given the name "axial thread", is hidden by the chromatin but is still present and is continuous with the inter-chromosomal threads. With the formation of the monaster stage (Fig. 258) the 28 chromosomes become arranged in the equator of the cell; but the linin spirem still persists intact. In the following metakinesis (Fig. 259) each chromosome becomes longitudinally split; this produces a longitudinal splitting of the axial linin threads, except a small portion of each of them which becomes stretched out between two corresponding daughter chromosomes to form a connective fibre (Fig. 259 *C. F.*). That much can be actually observed in the metakinesis. I could not directly observe the behavior of the inter-chromosomal fibres (compare the descriptive part of the paper), but all the later relations would show that they too become longitudinally split (as shown in Fig. 259). The metakinesis then is not only a longitudinal halving of all the chromosomes, but also a longitudinal halving of all the axial threads and probably of all the interchromosomal fibres; so that the mother linin spirem divides into two daughter linin spirems, one for each daughter cell, and each daughter linin spirem is continuous like the mother linin spirem. In this process it is to be noted that the only portions of the mother linin spirem which do not become halved, are those portions which go to form the connective fibres; these later disappear (apparently outside of the nucleus), but without disturbing the continuity of the daughter linin spirems.

Just after metakinesis the daughter chromosomes wander to the poles of the spindle (Fig. 259), in such a way that one end of each chromosome points to the pole of the spindle, the other end to the

opposite direction: the former end has been called by me the central end, the latter the distal end. The linin spirem now consists of: the axial linin threads (still hidden by the chromatin, but which shortly afterwards become clearly apparent, Fig. 260); and of the inter-chromosomal threads. For convenience I called each inter-chromosomal fibre, from this stage on, connecting the central ends of two chromosomes, a central linin fibre (Figs. 259—261, *C.P.L.*); and each one connecting the distal end of two chromosomes, a distal linin fibre (*D.P.L.*). Thus the linin spirem is still continuous and consists of central thread, axial thread, distal thread, and so on in repetition (Figs. 259, 260). There can be no doubt about the continuance of the axial and central threads; the more delicate distal threads are more difficult to determine, but after the stage of the resting spermatocytes they appear very clearly, so that it is probable that they persist through this period. It is by the agency of the central linin threads that the central ends of every two univalent chromosomes become approximated, so that 14 pairs of univalent chromosomes result, whereby the reduction in the number of the chromosomes is accomplished (Fig. 259—261).

During the synapsis and telophase stages the chromosomes segregate into chains of granules, and these split longitudinally whereby the axial linin threads become longitudinally split, but the linin spirem is still preserved as a continuous whole (Figs. 260, 261). In these stages appear also delicate linin fibrils which attach chromatin granules to each other and to the nuclear membrane; the origin of these could not be determined, they may be structures *sui generis* or, what I hold more probable, outgrowths of the linin spirem; in the diagrams 257—261 the linin spirem is colored, while in Fig. 261 these "secondary" linin fibrils are shown in black, since I could not be certain that they were derivatives of the former.

In the late telophases the outlines of the chromosomes become gradually more indistinct, owing to the wide separation of their split halves, but that the chromosomes retain their separateness and former linin connections is very probable from certain observations given above, and also from the fact that in the prophases of the 1st maturation division the continuance of a continuous linin spirem has been actually observed, both in *Peripatus* and *Pentatoma*, even though there is in these prophases no continuous chromatin spirem; as before, the linin spirem is composed of axial, central and distal threads (the two latter constituting the inter-chromosomal fibres). When in the

monaster stage the nuclear membrane disappears the distal linin threads become the mantle fibres of the spindle, and the central threads the connective fibres, so that here occurs for the first time a segmenting of the linin spirem.

This is a very brief summary of my observations on the persisting relations of the linin and chromatin in *Peripatus*. The only gaps in the observations were that the relation of the linin could not be clearly observed in the metakinesis of the spermatogonia; and that in the following anaphases the distal linin threads could not be well determined. All other changes were actually observed; and what could not be seen owing to the great difficulties in studying these delicate structures, was deduced from a comparison of earlier and later stages.

Accordingly in *Peripatus* there would seem to be a continuous linin spirem present in all stages continuously from the prophase of the last spermatogonic division, through the rest stage of the spermatocytes, up to the monaster of the 1st maturation division. The presence of such a persisting continuous linin spirem furnishes an explanation for some phenomena which have been hitherto not satisfactorily understood¹).

1) Here may be recalled certain observations of other workers, corroborative of my conclusions. Perhaps the most conclusive case of the persistence of a linin spirem in a rest stage, is that of the salivary glands of *Chironomus*, first made known by BALBIANI (1881), and later by FLEMMING (1882), LEYDIG (1883), KORSCHULT (1884) and MACALLUM (1895). Then the observations of CARNOY (1885): according to him the élément nucléinien in Arthropods "est celle d'un boyau ou d'un filament continu et pelotonné dont les circonvolutions, plus ou moins nombreuses, sont répandues dans tout le noyau"; and he states that the linin (his plastin) remains continuous even when the chromatin segments into rods. By dissolving out the chromatin he found that this spirem is formed of an outer layer of linin (plastin) surrounding the chromatin (nucléine). VAN BENEDEN & NEY (1887) described a continuous spirem in the resting pronucleus of *Ascaris*. And VAN BENEDEN (1883) shows that in the prophase of the 1st cleavage spindle of *Ascaris*, after the chromosomes are segmented from one another, and after the disappearance of the nuclear membrane, chains ("trainées") of achromatic globules are found, and that "les plus apparentes de ces trainées se montrent toujours dans la prolongation des filaments chromatiques", and therefore would seem to be parts of a persisting linin spirem. VAN BENEDEN stated very clearly that "les cordons chromatiques possèdent une charpente achromatique et que ce stroma . . . peut abandonner cette substance chromophile". BOVERI (1888) noted persisting inter-chromosomal fibres ("secundäre Brücken"), as well as the axial fibres ("primäre Brücken")

If there were not already beforehand a continuous linin spirem, how could we explain the arrangement of the chromatin into a single thread, such as occurs in many prophases?

This puts the idea chromosome into a somewhat different light from that generally assumed, and hence also the question of the persistence and individuality of the chromosome. As has been shown, in *Peripatus* from the prophase of the last spermatogonic mitosis up to the monaster of the 1st maturation division, a continuous linin

in *Ascaris*. GILSON (1889, cited by HÄCKER, 1895; I have not seen GILSON's paper) found a continuous spirem in resting gland cells of *Blaps*. And VAN GEHUCHTEN (cited also by HÄCKER, l. c.) described the same structure in the larva of *Ptychoptera*. HERMANN'S (1889) figs. 15 and 16 represent prophases in the 1st maturation division of *Salamandra*, and from the ends of the chromosomes go out linin fibres which would seem comparable to my distal linin threads. VOM RATH (1892) in describing the prophase of the 1st maturation division of *Gryllotalpa*, states: "Es sind aber nun nicht nur je vier Chromosomen mit einander durch Linin verbunden, vielmehr sieht man feine Lininfäden . . . zwischen den Chromosomen verschiedener Gruppen verlaufen, so dass sämtliche Chromosomen in einem gewissen Zusammenhang stehen" RÜCKERT (1894) could not determine in the maturation of Copepoda whether the chromosomes persist separately or whether there is a continuous linin spirem joining them: "Wohl kann man oft feststellen, dass die Chromosomen sich in blasse oder ungefärbte Bahnen fortsetzen und dass sie auf diese Weise mit andern gefärbten Fadenstrecken vereinigt sind, aber ob dies durchgehends der Fall ist, lässt sich nicht sagen . . . theoretische Gründe scheinen dafür zu sprechen, dass auch hier die Chromosomen nicht völlig unverbunden sind." BORN (1894) in his work on *Triton* states: "Die ganze Chromatinstructur behält aber während der ganzen Ausbildungsperiode des Eies die einmal angenommene Knäuelform, so dass es nach Beendigung der Ausbildung des Eies nur einer Verdichtung bedarf, um den (secundären) Chromatinfadenknäuel wieder herzustellen, der dann in die Mitose eintritt." HÄCKER (1895) finds in the prophase of the 1st maturation mitosis of *Canthocamptus*, that the chromatin segments may separate from one another, but still remain connected by linin, and hence holds that the spirem persists through the stages of the germinal vesicle; and he had "in den grossen Kernen des Wimperreifes einer Polychätenlarve (*Polynoë*) eine Anordnung des Chromatins in langen Fadenzügen beobachtet". WILCOX (1895) described for *Caloptenus* that in prophases of the 1st maturation division "the chromatic granules gradually become collected at twenty-four points on the thread. The thread then breaks transversely into twelve segments"; but several of his figures would indicate that the chromosomes in later prophases are arranged along a continuous linin spirem.

spirem probably persists. In the rest and in mitosis the chromatin is placed on or in this spirem; in the rest stage the spirem appears to give out delicate branches, and on these too the chromatin may be arranged. There is no evidence that any chromatin is disassociated from this linin spirem. Thus the whole, the linin spirem with the chromatin arranged within or upon it, may be said to constitute a single element of the nucleus, distinct from the caryolymph and true nucleoli (also from the lanthanin granules and their supporting networks?), to which may be applied the term "nuclear element". This is an individual of the first order. As individuals of a second, lower order, may be regarded its component chromosomes. But the nuclear element is made up not only of chromosomes but also of inter-chromosomal linin fibres though these become part of chromosomes (i. e. covered with chromatin) whenever a continuous chromatin spirem is produced. Now my observations show that not only is the higher individual, the nuclear element, but also the individuals of lower order, the chromosomes, are structures which persist from generation to generation. My observations show that the univalent chromosome in one generation is made up of the same chromatin and linin connections which it had in the previous generation: and the individuality is retained apparently by virtue of the persisting linin connections¹).

In spermatocytes of the first order the chromosomes are bivalent, each bivalent chromosome in *Peripatus* being composed of two axial linin threads with their chromatin, and also of an inter-chromosomal fibre (central thread) which joins the two central ends of the two univalent chromosomes. Such a bivalent chromosome seems to be found only in spermatocytes and ovocytes, is an individual of a higher order than the univalent chromosome, and also preserves its individuality throughout the rest stage.

1) RABL (1885) is the founder of the theory of the individuality of the chromosomes, in his classical paper "Ueber Zelltheilung"; there he was able to prove that in spermatogonia of *Amphibia* the chromosomes preserve their integrity through the rest stage. BOVERI is the chief amplifier of this theory, and has added many facts corroborative of it (1887, 1888, 1890, 1892). Other observations in corroboration of this theory are especially furnished by VAN BENEDEN & NEYT (1887), RÜCKERT (1892, 1894, 1895), BORN (1894) and FRANCOTTE (1898). The observations of myself (1898), McCLUNG (1899) and PAULMIER (1899), moreover, show that in the spermatocytes of *Insects* that curious metamorphosed chromosome, called by me the chromatin nucleolus, preserves its integrity throughout the rest stage of the spermatocytes.

In all equational mitoses the whole nuclear element probably becomes split longitudinally, so that each daughter nucleus receives a half of the mother nuclear element. It is of course well known that in such mitoses the chromatin becomes halved, and also that the linin (axial thread) of the chromosome becomes halved; my observations on *Peripatus* allow us to go further, and to conclude that the inter-chromosomal fibres, which are persistent parts of the original linin spirem, also become halved in an equational division.

But in reduction divisions, those which divide the chromosomes transversely, the mother nuclear element probably does not become halved, for this is a division transverse to the components of the nuclear element; and in *Peripatus* it could be plainly determined that in the reduction division, which is as in Insects the 1st maturation division, entire univalent chromosomes become separated by the rupture in metakinesis of the inter-chromosomal fibres (central threads) which had previously joined them. The daughter cell after a transverse (reduction) division does not present a single continuous linin spirem, but the chromosomes are unconnected together. The question now comes up; at what stage does the linin spirem become reëstablished? Certainly it must become reëstablished before the last spermatogonic mitosis of the next cycle, but exactly when I cannot determine. One point is interesting as perhaps bearing upon this matter. In the anaphases of many ova and spermatids, after the last maturation division, each chromosome passes through a stage where it assumes the form of a small vesicle distinct from the vesicles formed by the other chromosomes, so that the nucleus appears to be made up of as many such vesicles as there are chromosomes; and the same has been observed in the earlier blastomeres of a number of objects (particularly Mollusca and Annelida). In these cases the integrity of the separate chromosomes is more marked, as a rule, than in anaphases of cells where the chromosomes do not become vesicular. This suggests that possibly the vesicular state of chromosomes may be characteristic of stages where they are not connected together by a continuous linin spirem; and that when the vesicular structure ceases to obtain, the inter-chromosomal connection has become reëstablished. But it is with great reserve that this suggestion is put forth; the cycle of the germ cells is a long one, and in no case, not even in the best known *Ascaris*, has every mitosis been followed from the first cleavage up to the following maturation divisions. There would seem to be, however, some correspondence of this kind, since the

vesicular stage of the chromosomes is particularly characteristic of the mitoses following upon the maturation divisions.

Finally, a word as to continuous and discontinuous chromatin spirems. In the prophases of spermatogonic and ovogonic mitoses it seems to be the general rule that a continuous chromatin spirem occurs, i. e. that the chromatin granules become evenly distributed along the linin spirem. On the other hand, it has been definitely shown for some cases, that in the prophases of the 1st maturation divisions there appears to be no stage of a continuous chromatin spirem, i. e. that the chromatin remains distributed at only certain particular points on the linin spirem. Probably this is directly referable to the grouping of the univalent chromosomes into pairs before the maturation divisions. Perhaps it will be found to be a general rule that the ovogonic, spermatogonic and somatic mitoses differ from the maturation mitoses in this regard.

2. The Movements of the Chromatin.

There are three possible views of the movement of the chromatin: 1) it is an automatic action of the chromatin, and then the linin would be only the path of its movement; BOVERI first clearly expressed this view; as expressed by BRAUER (1893): "Die Lininfäden sind . . . auf diesen Stadien nur die Bahnen, in denen sich das Chromatin activ bewegt". Or 2) the chromatin is passive, and is moved about by automatic movements of the linin; a view held by a number of observers. Or 3) the whole nuclear element, i. e. the linin spirem with the chromatin arranged on or in it, may be looked upon as an automatic whole, with power of movement in its different parts; this possibility has I believe not been considered.

Now in *Pentatoma* and *Peripatus*, in the 1st maturation division, the mantle fibres of the spindle are certainly derivatives of the linin of the nucleus, of the distal linin fibres; and it is pretty generally held that the mantle fibres are contractile structures. But whether in general the linin spirem possesses contractility, I have found no means of determining. Thus in the synapsis stage, are two univalent chromosomes pulled together along the central linin thread by its contraction, or do they move automatically along this thread? If the linin spirem had the power of contraction and expansion equally in all its parts, and in such a way that all parts must expand or contract simultaneously, a union of univalent into bivalent chromosomes could not be effected. If the linin spirem expanded and contracted

unequally, and not simultaneously in its different parts, all possible movements of the chromatin could thereby be produced; but this would demand differentiations of function in different portions of the linin spirem, and I see no reason for assuming such differentiation. Accordingly I would conclude that most of the movements of the chromatin are phenomena automatic on its part, probably motions of a flowing nature. And here it must be kept in mind that the chromatin is not made up of solid microsomes, but has a more or less thickly fluid consistency, so that a flowing on its part is quite possible. Apparently the fluidity is a viscosity. But though the linin spirem would not seem to be in itself contractile or expansive, but rather a path for the chromatin, this does not exclude the secondary linin fibrils from being contractile; and since in *Peripatus* in the synapsis these first appear about the time of the longitudinal splitting of these chromosomes, since they connect chromatin granules of different chromosomes, and since they appear thickest when the longitudinal split of the chromosomes is widest, it would seem quite possible that they may be the active agents in this splitting. And since these fibres connect also the chromatin with the nuclear membrane, it could well be by their contraction that in the prophases of mitosis the chromosomes are pulled to the periphery of the nucleus.

3. The Polarity of the Nucleus and Cell Body.

In *Peripatus*, from the stage of the last spermatogonic division on, the nucleus shows a distinct polarity (Plate 25, diagrams 260, 261); the angles (central ends) of the bivalent chromosomes are directed towards one pole of the nucleus (where the pole of the spindle previously was, my central pole, RABL's Polseite); while their open distal ends are directed towards the opposite pole (my distal pole, Gegenpolseite of RABL)¹.

There is also in *Peripatus* a distinct polarity of the cell body (diagram 261, Plate 25): the pole with a small amount of cytoplasm

1) RABL (1885) is the one who has given most attention to the polarity in the arrangement of the chromosomes, and from the persistence of the polarity he argued very ably to a persistence of the chromosomes. CARNOY (1885) found it well shown in the spermatocytes of Arachnids, independently of RABL. Among others who have paid attention to it may be mentioned FLEMMING (1887), BOVERI (1888, 1890), VAN BENEDEN & NEYT (1887), HEIDENHAIN (1892), v. ERLANGER (1896), FRANCOTTE (1898), KINGSBURY (1899), EISEN (1900).

where the nucleus lies I have called the central pole of the cell; and the opposite pole, characterized by the greatest amount of cytoplasm and yolk, and containing the idiozome body (sphere), I have called the distal pole; the latter is further characterized by the Zwischenkörperchen plate which persists for a long period.

It is interesting that an exactly similar relation of polarity and nucleus seems to obtain in some other forms. KINGSBURY (1899) gives a figure of the synapsis of *Desmognathus* in which the chromatin loops show exactly the same polarity as in *Peripatus*: "During this period the chromatin thread (or threads) shortens and thickens, and finally may be resolved into twelve horseshoe-shaped loops, which, in most cases at least, are so arranged as to have their ends — the open side of the loop — opposite the centrosphere." EISEN (1900) shows in his fig. 3 a lateral view of a "bouquet stage" (synapsis) of a spermatocyte of *Batrachoseps*, which shows the same polarity. Then LEE (1897, figs. 8, 10) figures similar polar relations for *Helix*, as does also PLATNER (1886). And v. ERLANGER (1896) writes of the nucleus of spermatocytes of *Phyllodromia*: "seine chromatischen Elemente bilden Fäden, welche zu einem Büschel vereint von einem Punkte der Kernmembran ausstrahlen. Dieser Kernpol ist dem Centrum der Zelle zugewendet", and in this centre lies the Nebenkern.

My observations on *Peripatus* show that the angles of the bivalent chromosomes in the synapsis mark the unions of every two univalent chromosomes (Plate 25, diagrams 260, 261); and that these angles are directed towards that pole of the cell furthest from the idiozome mass. Accordingly, whenever the reduction of the number of chromosomes is effected by a union of the univalent chromosomes into pairs in the anaphase of the last spermatogonic mitosis, I would consider that in all objects, just as in *Peripatus*, these pairs become so disposed that their angles point to one pole in the nucleus (that pole nearest the original pole of the preceding achromatic spindle), and that their opposite ends point towards the opposite pole of the nucleus. As a corollary of this conclusion, it would follow that in other objects as in *Peripatus*, the angles of the bivalent chromosomes in this stage mark the points of union of univalent chromosomes. Thus the polarity of the chromosomes in the first spermatocytes would be a representation of the reduction in number of the chromosomes.

In expressing this conclusion I am fully aware of the dangers in attempting to draw homologies between *Peripatus* and forms which I have not examined; but the descriptions of EISEN, KINGSBURY,

PLATNER, LEE, and v. ERLANGER are so similar to my own results, that I feel that some true homology must obtain, — that it cannot be a mere coincidence but must be the expression of some common underlying relation. There is one case which seems to be an exception. HERMANN (1891) figures a first spermatocyte of *Proteus* in which the angles of the bivalent chromosomes are directed towards that pole of the cell where the sphere lies (i. e. towards the distal pole of the nucleus). This observation does not agree with those of KINGSBURY (1899) and EISEN (1900) on other Amphibia; and MEVES (1896), in the left hand cell of his fig. 47, tab. 4, of a spermatocyte of *Salamandra*, shows those chromosomes which are of a horseshoe shape with their angles or bends directed away from the pole of the nucleus nearest the idiozome sphere. MEVES has demonstrated that the idiozome sphere in the salamander wanders to the equatorial pole of the cell (the distal pole mihi); perhaps HERMANN's figure of the *Proteus* spermatocyte represents a stage before such a wandering takes place, and if that be so, then this case would be no exception to the rule I have drawn of the relation of the polarity of the nucleus to that of the cell.

4. The Synapsis Stage.

In *Peripatus* there occurs in the anaphase of the last spermatogenic division a particular stage, the synapsis, when the union of univalent chromosomes into pairs is effected. I had previously described this stage for *Pentatoma*: and have found it in a beetle (*Harpalus*), in the cricket (*Gryllus*), and in the spermatogenesis of the Copepod *Calanus*.

In most of the objects in which this stage is marked it can be sharply distinguished as a particular stage by the dense grouping of the chromatin threads near one side of the nuclear cavity where they form an inextricable mass. But in other forms, as in *Peripatus*, this grouping may be very much less dense, and this is the case also in *Salamandra* (MEVES, 1896). MOORE (1895) introduced the term "synaptic phase" for that stage in Selachii when the reduction in number of the chromosomes is effected. It has been described for *Ascaris* most fully by BRAUER (1893), also by HERTWIG (1890), and SABASCHNIKOFF (1897); for *Diaptomus* by ISHIKAWA (1893); for *Anasa* by PAULMIER (1899); by WOLTERECK (1893) for Ostracods; by CALKINS (1895) for *Lumbricus*; and by HENKING (1890) for *Pyrrhocoris*. In Amphibia it would seem to be most plainly marked in *Desmognathus*

and *Batrachoseps* (KINGSBURY, 1899; EISEN, 1900), less clearly marked in *Amphiuma* (McGREGOR 1899); it is least well marked in *Salamandra*, though I judge it is the stage after the last spermatogonic division characterized by MEVES (1896) as "ein ausserordentlich dichtes Chromatingerüst, das sich aus unregelmässig geformten Knoten und dünnern Bälkchen zusammensetzt". LEE's (1897) figs. 8 and 10, and PLATNER's (1886) figs. 8 and 23, are I think synapsis stages, and not prophases of the spermatogonic mitosis of *Helix* as these authors hold. Finally BORN (1894) finds in the growth period of the germinal vesicle of *Triton* that at certain stages the chromatin is arranged in a body near the centre of the nucleus (his "Centralkörper"); may not this too represent a synapsis stage?

From these references it follows that a synapsis stage would seem to be a regular characteristic of the stage following the last division of the spermatogonia and ovogonia. During it the reduction in number of the chromosomes would seem in most cases to be effected (but not in *Ophryotrocha*, according to KORSCHULT, 1895, nor according to CALKINS, 1895, in *Lumbricus*).

In *Peripatus* and *Pentatoma* the synapsis is a portion of the anaphase of the spermatogonic mitosis, and is followed by a complete rest stage; this is also the case in Selachii (MOORE, 1895), Ostracods (WOLTERECK, 1898). McGREGOR (1899) and MEVES (1896) look upon it as the height of the rest stage, HENKING (1890) and PAULMIER (1899), as a prophase of the 1st maturation division; as also do HERTWIG (1890) and BRAUER (1893) for *Ascaris*, who have described it as preceded by a rest stage, but SABASCHNIKOFF (1898) makes no mention of such a rest stage. Probably there is no such great variation in the time of occurrence of this stage as might be implied by these different observations. From the last spermatogonic mitosis to the first maturation division there is such a gradual succession of nuclear changes, that no great stress need be laid upon the point whether the synapsis is an anaphase of the last spermatogonic division, or a prophase of the first maturation division: it would all depend upon how well marked the rest stage of the spermatocytes is. Thus in *Pentatoma* I found a clearly marked rest stage, while PAULMIER in the closely related *Anasa* claims there is no rest stage in the spermatocytes. The point of importance is that a particular synapsis stage seems to be well marked in most objects, and that where it does occur the reduction in number of the chromosomes takes place during it.

Literature List.

1874. AUERBACH, L., Organologische Studien, Breslau.
1881. BALBIANI, E. C., Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus, in: Zool. Anz., V. 4.
1883. BALFOUR, F. M., The anatomy and development of *Peripatus capensis*, in: Quart. Journ. micr. Sc.
1894. BORN, G., Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*, in: Arch. mikr. Anat., V. 43.
1887. BOVERI, T., Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala*, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, V. 3.
1888. —, Zellen-Studien, Heft 2, Jena.
1890. —, Zellen-Studien, Heft 3, Jena.
1892. —, Befruchtung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1.
1893. BRAUER, A., Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikr. Anat., V. 42.
1895. CALKINS, G. N., The spermatogenesis of *Lumbricus*, in: Journ. Morph., V. 11.
1885. CARNOY, La cytodièrese chez les Arthropodes, in: La Cellule, V. 1.
1899. CONKLIN, E. G., Protoplasmic movement as a factor of differentiation, in: Lectures of Woods Holl Laborat., 1898.
1894. DRÜNER, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung, in: Jena. Z. Naturw.
1900. EISEN, G., A preliminary account of the spermatogenesis of *Batrachoseps*, etc., in: Biol. Bull., V. 1.
1896. ERLANGER, R. v., Ueber den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insecten, in: Zool. Anz., V. 19.
1882. FLEMMING, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig.
1887. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, in: Arch. mikr. Anat., V. 29.
1898. FRANCOTTE, P., Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, in: Arch. Zool. expér. génér., (3) V. 6.
1889. GILSON, Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga*, etc., in: La Cellule, V. 5.

1895. HACKER, V., Die Vorstadien der Eireifung etc., in: Arch. mikr. Anat., V. 45.
1892. HEIDENHAIN, M., Ueber Kern und Protoplasma, in: Festschr. KÖLLIKER, Leipzig.
1890. HENKING, H., Ueber Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* M., in: Z. wiss. Zool., V. 51.
1889. HERMANN, F., Beiträge zur Histologie des Hodens, in: Arch. mikr. Anat., V. 34.
1891. —, Die Entstehung der karyokinetischen Spindel, *ibid.* V. 37.
1890. HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden, *ibid.* V. 36.
1893. ISHIKAWA, Studies of reproductive elements. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in *Diaptomus* sp., in: Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo, V. 5.
1899. KINGSBURY, B. F., The reducing divisions in the spermatogenesis of *Desmognathus fusca*, in: Zool. Bull., V. 2.
1884. KORSCHOLT, E., Ueber die eigenthümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus*, in: Zool. Anz., V. 7.
1895. —, Ueber Kernteilung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60.
1897. LEE, A. B., Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*, in: La Cellule, V. 13.
1883. LEYDIG, F., Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, Bonn.
1895. MACALLUM, A. B., On the distribution of assimilated iron compounds etc., in: Quart. Journ. micr. Sc., (N. S.) V. 38.
1899. MCCLUNG, C. E., A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of Insects, in: Zool. Bull., V. 2.
1899. MCGREGOR, The spermatogenesis of *Amphiuma*, in: Journ. Morph., V. 15.
1896. MEVES, F., Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikr. Anat., V. 48.
1898. MONTGOMERY, The spermatogenesis of *Pentatoma* up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.
- 1899a. —, Chromatin reduction in the Hemiptera, a correction, in: Zool. Anz., V. 22.
- 1899b. —, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morph., V. 15.
1895. MOORE, J. E. S., On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 38.
1898. PAULMER, F. C., Chromatin reduction in the Hemiptera, in: Anat. Anz., V. 14.
1899. —, The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: Journ. Morph., V. 15, Suppl.

1886. PLATNER, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung, in: Arch. mikr. Anat., V. 26.
 1898. PURCELL, W., On the South African species of Peripatidae in the South African Museum, in: Ann. S. African Mus., V. 2.
 1885. RABL, K., Ueber Zelltheilung, in: Morph. Jahrb., V. 10.
 - 1892a. RÜCKERT, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier, in: Anat. Anz., V. 7.
 - 1892b. —, Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies, in: Anat. Anz., V. 8.
 1894. —, Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte, V. 4.
 1897. SABASCHNIKOFF, M., Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduction in der Ovogenese von *Ascaris megalocephala bivalens*, in: Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou.
 1883. VAN BENEDEN, E., Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation, in: Arch. Biol., V. 4.
 1887. VAN BENEDEN, E. et A. NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, Q^e 56 [3] V. 14.
 1890. VAN GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, in: La Cellule, V. 6.
 1892. VOM RATH, Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* LATR., in: Arch. mikr. Anat., V. 40.
 1888. WALDEYER, W., Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen, in: Arch. mikr. Anat., V. 32.
 1895. WILCOX, E. V., Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 27.
 1898. WOLTERECK, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies etc., in: Z. wiss. Zool., V. 64.
-

Explanation of the Plates.

Plates 19—25.

Unless otherwise specified, all the figures are drawn with the aid of the camera lucida, with the magnification afforded by a ZEISS $1/12$ homogeneous immersion objective, and the compensating ocular 6, length of the tube of the microscope 180 mm; the figures were drawn at the level of the microscope stage.

Abbreviations employed.

<i>B. C</i> blood-cell pseudoepithelium	<i>L. S</i> linin spirem
<i>C</i> centrosome	<i>M</i> muscle cell
<i>Chr</i> chromosome	<i>M. B</i> mid-body or spermatozoon
<i>C. Mb</i> cell membrane	<i>M. C</i> muscle cell
<i>Cn. F</i> connective fibre	<i>M. D</i> maturation divisions
<i>C. P</i> central pole of the cell, nucleus or chromosome, as the case may be	<i>M. F</i> mantle fibre
<i>C. P. L</i> linin fibre of the central pole of a chromosome	<i>M. N</i> muscle-cell nucleus
<i>C. Sp</i> central spindle	<i>N</i> nucleus
<i>D. P</i> distal pole of the cell, nucleus or chromosome, as the case may be	<i>n</i> nucleolus
<i>D. P. L</i> linin fibre of the distal pole of a chromosome	<i>n. 2</i> nucleolar structure of doubtful significance
<i>Fib</i> fibre of fibre cell of testis	<i>N. C</i> nurse cell
<i>Fib. N</i> nucleus of fibre cell	<i>N. Gl</i> nutritive globules or nurse cell
<i>Fl</i> flagellum of spermatozoon	<i>N. Mb</i> nuclear membrane
<i>Gl. C</i> gland cell	<i>S</i> hyaline Spiess of spermatozoon
<i>Gl. C. V</i> gland cell of vesica semi- nalis	<i>Sp. C</i> first spermatocytes
<i>G. Z</i> growth zone of the testis	<i>Spg</i> spermatogonium
<i>H</i> head of spermatozoon	<i>T</i> testis
<i>Id. Z</i> idiozome sphere	<i>V</i> vesica seminalis
<i>I. T</i> interstitial connective tissue	<i>Vac</i> vacuole
<i>L</i> lumen	<i>Vas</i> vas deferens
	<i>Yk. C</i> nurse or yolk cell
	<i>Z. K</i> Zwischenkörper
	<i>Yk. Gl</i> yolk globule

Plate 19.

Fig. 1. Portion of transverse section of testis, showing 6 spermatogonia in rest stage and the sheath of the testis.

Fig. 2. Two spermatogonia, rest stage, one shown only in outline.

Fig. 3. Spermatogonium, beginning of prophase.

Fig. 4. Nucleus of spermatogonium, dense spirem stage; with certainly not more than 3 distinct chromatin segments, and probably with only a single one.

Fig. 5. Spermatogonium, later spirem stage, with not more than 3 or 4 chromatin segments.

Fig. 6. Spermatogonium, lateral view in loose spirem stage; at x one of the segments showing banded structure.

Fig. 7. Spermatogonium, segmented spirem; one surface of the nucleus only, showing the chromatin segments terminating against the nuclear membrane.

Fig. 8. Spermatogonium, lateral view of nucleus in loose spirem stage, most of the segments shown.

Figs. 9, 10. Spermatogonia, loose spirem stages; in each case most of the segments shown.

Figs. 11, 12. Spermatogonic nuclei, spirem segmentation nearly completed, Fig. 11 showing 27 chromatin segments.

Fig. 13. Spermatogonium, completed spirem segmentation.

Figs. 14—18. Spermatogonia, lateral views of a series of stages leading to the formation of the monaster.

Figs. 19—21. Spermatogonia, lateral views of monaster stages.

Figs. 22—36. Spermatogonia, pole views of monaster stages, cytoplasmic details not shown.

Fig. 37. Pole views of (A) spermatogonic monaster, and of (B) one cell (1st spermatocyte) of spermatogonic dyaster.

Fig. 38. Spermatogonium, lateral view of metakinesis.

Fig. 39. Two chromosomes at the beginning of a spermatogonic metakinesis.

Fig. 40. Spermatogonium metakinesis, oblique lateral view so that the spindle is not seen.

Figs. 41—46. Spermatogonia, lateral views of a series of metakinesis stages, cytoplasmic details not shown.

Figs. 47, 48. Spermatogonia, lateral views of metaphases; Fig. 48 obliquely seen.

Fig. 49. Spermatogonic metaphase (dyaster) viewed obliquely from one pole, showing 4 chromosomes; the dotted line shows the region around which the central ends of the other chromosomes are grouped.

Fig. 50. Spermatogonic dyaster, slightly oblique pole view of one chromosome plate.

Figs. 51, 52. Spermatogonic anaphases, viewed obliquely from one pole; in Fig. 51, 4 chromosomes, in Fig. 52, 6 chromosomes shown; the dotted line as in Fig. 49.

Figs. 53—55. Spermatogonic dyasters, pole views of the daughter plates of chromosomes.

Fig. 56. Early anaphases of spermatogonia, nuclear membrane still absent; D a cell in pole view, A—C cells in slightly oblique lateral views.

Fig. 57. Spermatogonium metaphase; chromosomes so closely compacted that their outlines are indistinguishable.

Fig. 58. Spermatogonium, early anaphase; in only one daughter cell (1st spermatocyte) are structural details shown.

Fig. 59. Spermatogonic dyaster, about stage of preceding figure, pole view.

Figs. 60, 61. Spermatogonic dyaster, lateral view; first appearance of longitudinal split in chromosomes, and in the lower cell of Fig. 60 first appearance of nuclear membrane.

Fig. 62. Spermatogonic dyasters, about stage of Fig. 57; chromosomes closely compacted; cytoplasmic constriction not completed the obliquity of view causing the daughter cells to appear separated.

Fig. 63. Lateral view of early spermatogonic anaphase, only a few of the chromosomes of each daughter cell shown.

Plate 20.

Fig. 64. Early synapsis, lateral view.

Fig. 65. Two 1st spermatocytes, still connected by the Zwischenkörper, early synapsis; only a few of the chromosomes shown.

Figs. 66, 67. Lateral views of synapsis stages, cytoplasmic details not shown. In these figures, as in all following representing lateral views of spermatocytes from the synapsis up to the monaster of the 1st maturation division, the central pole of the cell is directed towards the top of the Plate, the distal pole towards the bottom.

Fig. 68. 1st spermatocyte, synapsis (?) stage, with unusually well-marked longitudinal split of the chromosomes.

Fig. 69. Oblique section of two spermatocytes in synapsis stage, all chromosomes not shown.

Figs. 70—72. Lateral views of synapsis stages.

Fig. 73. Lateral view of synapsis stage, showing two entire chromosomes.

Figs. 74, 75. Lateral views of synapsis stages, in each figure one cell simply outlined.

Figs. 76—78. Lateral views of synapsis stages, only a few of the chromosomes shown; only in Fig. 77 cytoplasmic details, and there also the earliest stage of the idiozome sphere.

Fig. 79. Lateral view of nucleus in synapsis stage, showing 2 complete bivalent chromosomes.

Figs. 80—82. Lateral views of synapsis stages, in all only a few whole bivalent chromosomes drawn.

Fig. 83. Lateral view of nucleus in synapsis stage.

Fig. 84. Nucleus in synapsis stage, showing 4 chromosomes viewed from the central pole of the nucleus.

Figs. 85—87. Nuclei in synapsis stages, the chromosomes seen on cross section.

Fig. 88 A—M. Details of chromosomes in synapsis stages, from different nuclei. A a half (univalent) chromosome; B—G portions of bivalent chromosomes; H—L whole bivalent chromosomes; M portions of 3 chromosomes.

Fig. 89. Lateral view of nucleus in synapsis stage, showing one whole and a portion of another chromosome.

Fig. 90. Lateral view of a nucleus in synapsis, showing one whole chromosome.

Figs. 91, 92. Spermatocytic telophases, showing portions of chromosomes.

Fig. 93. Spermatocytic telophase, seen from the central pole of the nucleus, only the central portions of the chromosomes visible.

Figs. 94—96. Telophases of spermatocytes, all chromosomes not shown; in Fig. 94 details of cell body not shown.

Fig. 97. Lateral views of spermatocytes in telophase, only a few of the chromosomes shown.

Fig. 98. Spermatocytic nucleus in late telophase, most of the chromosome boundaries indistinct.

Fig. 99. Spermatocyte in late telophase, lateral view.

Fig. 100. Spermatocyte nucleus, rest stage; chromatin drawn as seen in one plane.

Fig. 101. Spermatocyte, lateral view of rest stage; centrosomes (?) in idiozome sphere; chromatin drawn as seen in one plane.

Fig. 102. Spermatocyte nucleus, late telophase; chromatin drawn as seen in one plane.

Figs. 103, 104. Lateral views of spermatocytes in rest stages; cytoplasmic details not shown; chromatin drawn as seen in one plane.

Fig. 105. Spermatocytic nucleus, rest stage, showing a portion of a persisting chromosome.

Fig. 106. Spermatocyte, lateral view of rest stage, chromatin drawn as seen in one plane.

Fig. 107. Unusually small nucleus of spermatocyte in rest stage.

Fig. 108. Lateral view of spermatocyte in late rest stage or beginning of prophase.

Fig. 109. Group of spermatocytes in rest stage; the details of the one at the left hand only drawn in, and its chromatin drawn as seen in one plane.

Figs. 110, 111. Lateral views of 2 spermatocytes, rest stage, only the idiozome spheres drawn in.

Plate 21.

Figs. 112—126. Idiozome spheres of spermatocytes. All from rest stages except Fig. 124 (telophase) and Fig. 126 (early telophase).

In Figs. 113, 114, 121, the sphere is shown as a solid object, in the other figures as a section. All these spheres with one exception (Fig. 125) from the same testis and by the same preparation. In Fig. 115 the dotted line represents the margin of the lower lip of the aperture. In Figs. 112—124 the outline of the distal pole of the nuclear membrane is shown.

Fig. 127. Lateral view of spermatocytes at the commencement of the prophase of the 1st maturation division; the idiozome spheres not delineated on account of their obscurity in this preparation.

Figs. 128—130. Lateral views of successive early prophases of spermatocytes.

Fig. 131. Lateral views of spermatocytes, early prophases; details shown only in cell A; the idiozome sphere of cell C does not lie in the plane of the section. All pairs of centrosomes lie close to the surface of the spheres.

Figs. 132, 133. Lateral views of spermatocytes in the early prophase, only in Fig. 133 the details of the nucleus shown; in both cells the centrosomes lie close to the surface of the sphere.

Fig. 134. Lateral view of spermatocyte in prophase ("dense spirem").

Fig. 135. Nucleus of 1st spermatocyte, prophase, showing 6 entire bivalent chromosomes. In this as in all other figures of the prophases of the 1st maturation division, only such chromosomes are drawn as could be seen plainly in their entirety.

Fig. 136. Idem, showing 2 whole bivalent chromosomes.

Fig. 137. Idem, showing 3 whole bivalent chromosomes; about 10 other chromatin segments were present in this nucleus.

Fig. 138. 1st spermatocyte, lateral view of prophase, all the chromatin drawn in.

Fig. 139. Nucleus of 1st spermatocyte, prophase, showing 4 whole bivalent chromosomes.

Fig. 140. Idem, showing 2 whole bivalent chromosomes.

Fig. 141. Idem, " 3 " " "

Fig. 142. Idem, " 5 " " "

Fig. 143. A single bivalent chromosome, early prophase of 1st maturation division.

Fig. 144. Nucleus of 1st spermatocytic prophase, showing 3 whole bivalent chromosomes.

Fig. 145. Idem, showing 4 whole chromosomes.

Fig. 146. One bivalent chromosome, early prophase of 1st maturation division.

Fig. 147. Nucleus of 1st spermatocyte, early prophase, showing 3 whole bivalent chromosomes.

Fig. 148. Idem, showing 3 whole chromosomes.

Fig. 149. Idem, " 3 " " "

Fig. 150. Idem, " 4 " " "

Fig. 151. 5 whole bivalent chromosomes from 2 nuclei, prophase of 1st maturation division.

- Fig. 152. One bivalent chromosome, same stage.
 Fig. 153. Nucleus of 1st spermatocyte, prophase, showing 7 whole bivalent chromosomes and a portion of an eighth.
 Fig. 154. Idem, showing 2 whole bivalent chromosomes.
 Fig. 155. Idem, " 9 " " "
 Fig. 156. Idem, " 7 " " "
 Fig. 157. Idem, " 5 " " "
 Fig. 158. Idem, " 9 " " "
 Fig. 159. Idem, " 7 " " "
 Fig. 160. Lateral view of 1st spermatocyte, prophase, only one pair of centrosomes drawn; 2 whole chromosomes and a portion of a third shown.
 Figs. 161—165. Lateral views of 1st spermatocytes, late pro-phases, showing successive stages in the separation of the centro-some pairs.

Plate 22.

- Figs. 166—169. 1st spermatocytes, late prophases, successive stages in the separation of the centrosome pairs.
 Fig. 170. 1st spermatocyte, late prophase, showing 7 entire bi-valent chromosomes.
 Fig. 171. Idem, 6 whole bivalent chromosomes.
 Fig. 172. Idem, 14 " " "
 Fig. 173. Idem, 7 " " "
 Fig. 174. Idem, 14 " " "
 Figs. 175, 176. 1st spermatocytes, formation of the first maturation spindle.
 Fig. 177. Oblique view of one pole of an early first maturation monaster.
 Fig. 178. 1st spermatocyte, late prophase (after disappearance of the nuclear membrane), showing the 14 bivalent chromosomes in their definitive form; other details not shown.
 Figs. 179—182. Lateral views of 1st maturation monasters.
 Fig. 183. Quadrivalent chromosome from a lateral view of monaster stage of 1st maturation division.
 Fig. 184. 5 bivalent chromosomes, lateral view, monaster of 1st maturation division.
 Fig. 185. 4 bivalent chromosomes, metakinesis, lateral view.
 Fig. 186. 6 bivalent chromosomes, lateral view, commencement of metakinesis of 1st maturation division.
 Figs. 187, 188. Pole views of monaster stages of 1st maturation division, each showing 14 chromosomes.
 Fig. 189. 1st maturation monaster, lateral view of 2 chromosomes.
 Fig. 190. 1st maturation metakinesis, lateral view, showing 3 chromosomes and their mantle fibres.
 Figs. 191, 192. Lateral views of chromosomes in metakinesis of the 1st maturation division.

Figs. 193, 194. Lateral views of anaphases of the 1st maturation division, in each only one pole of the spindle shown on account of the obliquity of the section. Cytoplasmic details not given.

Figs. 195, 196. Lateral views of anaphases of the 1st maturation division.

Fig. 197. Latero-polar view of the chromosomes at one pole of the spindle, 1st maturation dyaster.

Fig. 198. Lateral view of anaphase of the 1st maturation division.

Fig. 199. 1st maturation dyaster, pole view of one plate of chromosomes.

Figs. 200—202. Successive dyaster stages of the 1st maturation division; chromosomes very closely approximated; in Fig. 201 only half of the cell lies in the plane of the section.

Fig. 203. Lateral view of 2nd spermatocyte, preparation for monaster stage; only a few chromosomes shown.

Fig. 204. Two sister 2nd spermatocytes, lateral view of monaster stage; only a few chromosomes shown. These cells have revolved around one another.

Figs. 205—207. Lateral views of 2nd spermatocytes, metakinesis.

Figs. 208—210. Lateral views of successive anaphases of 2nd spermatocytes, only a few of the chromosomes shown.

Fig. 211. A mature (?) spermatozoon from the vas deferens, showing the whole proximal end and a portion of the flagellum.

Fig. 212. Spermatogonium nucleus, probably the beginning of the prophase of a giant spermatogonium.

Fig. 213. Giant nucleus in rest stage from the zone of resting spermatocytes.

Fig. 214. Giant spermatogonium, late prophase.

Fig. 215 A and B. Two sections of a giant spermatogonium, prophase, showing all the chromosomes.

Fig. 216. Giant spermatogonium, prophase of monaster, showing lateral view of achromatic spindle; on another section of the same cell 6 chromosomes were seen.

Plate 23.

Fig. 217 A and B. Two sections, including all the chromosomes, of a giant spermatogonium, prophase of monaster; the pair of minute bodies in 217 A marked *C?* may be centrosomes.

Fig. 218 A and B. Two sections, including all the chromosomes, of a giant spermatogonium, pole view of monaster.

Fig. 219 A and B. Two sections, including all the chromosomes, of a giant spermatogonium, pole view of monaster. The chromosomes in B are apparently parts of some of those in A.

Fig. 220. Giant spermatogonium with 28 chromosomes, pole view of monaster: *x* a large, deep-staining, degenerated body.

Figs. 221, 222. Giant spermatogonia, lateral views of metakinesis stages: in 222 the greatest diameter of the cell not shown.

Figs. 223—225. Giant spermatogonia, lateral views of successive anaphases, in 223 and 224 the poles of the spindle not visible.

Fig. 226. Giant spermatogonium, anaphase, oblique lateral view, so that the nucleus is seen on high, the Zwischenkörper on deep, focus.

Fig. 227. Giant spermatogonium, degenerated anaphase; x a metamorphosed mass of chromatin(?).

Fig. 228. Ovogonium from the wall of an ovary, pole view of monaster showing 28 chromosomes; cell details not drawn.

Fig. 229. Entoderm cell of an embryo in oviduct, pole view of monaster, all (28) chromosomes shown; cell details not drawn.

Figs. 230, 231. Two sections, including all the chromosomes, of a stalk cell of the ovary, prophase; the thickness of the chromosomes is somewhat too pronounced.

Fig. 232. Ectoderm cell of embryo in oviduct, prophase of monaster.

Fig. 233. Portion of transverse section of wall of testis, the outer layer of spermatogonia shown only in outline.

Fig. 234. Portion of obliquely transverse section of wall of testis, the outer layer of spermatogonia given only in outline. On the surface of the yolk cell layer (*Yk. C*) a portion of a blood cell (? *B. C*) pseudoepithelium, with one nucleus in rest and one in mitosis (this with apparently 26 chromosomes).

Fig. 235. Paratangential section of a yolk cell from wall of testis; nucleus with great amount of nucleolar substance; cytoplasm with nutritive globules which are not shown.

Fig. 236. Surface view of yolk cell of testis sheath.

Fig. 237. Surface view of two yolk cells, and A of a nucleus of another cell, from the testis sheath.

Fig. 238. Portion of transverse section of wall of testis, spermatogonia shown in outline; the mitosis is apparently in a yolk cell.

Figs. 239, 240. Portions of cytoplasm of 2 yolk cells, from the testis sheath.

Fig. 241. Portion of paratangential section through muscle sheath of testis, muscle cell nuclei shown only in outline; the arrow marks the transverse axis of the testis.

Fig. 242. Paratangential section of 2 muscle bundles from testis sheath, on the lower one the outline of a nucleus.

Plate 24.

Fig. 243. Portion of transverse section of the wall of the vesica seminalis.

Fig. 244. Longitudinal section of a fibre cell of testis; the left end of the cell connects with the sheath of the testis.

Fig. 245. Portion of fibre cell, and outlines of 2 spermatocytes; the left end of this cell extends into the central lumen of the testis.

Fig. 246. Portion of transverse section of wall of the abnormal seminal vesicle shown in Fig. 247.

Fig. 247. Section through a testis with supernumerary (abnormal) seminal vesicle: the testis proper (*T*) is cut longitudinally, the vesica (*V*) transversely (obj. C, oc. 2, tube length 100 mm).

Fig. 248. Nucleus of fibre cell of testis.

Fig. 249. Transverse section of vas deferens (more distal portion), yolk cell layer and spermatozoa not shown (obj. C, oc. 6, tube length 100 mm).

Fig. 250. A segment of a transverse section of a mature testis (obj. C, oc. 6, tube length 100 mm).

Fig. 251. Longitudinal section of the region where the testis (*T*) joins the seminal vesicle (*V*) (obj. C, oc. 6, tube length 100 mm).

Fig. 252. Longitudinal section of the region where the vas deferens (*Vas*) joins the seminal vesicle (*V*) (obj. C, oc. 6, tube length 100 mm).

Plate 25.

Figs. 253—256. Diagrams showing the evolution of the four main types of chromosomes during the prophases of the 1st maturation division. The arrows show the course of the evolution for each main and each sub-type (the latter marked by Roman numerals); the lowermost chromosome in each case is the definitive form. The central (*C.P.L*) and distal (*D.P.L*) linin threads shown in red, but the axial linin threads not represented.

Figs. 257—261. Diagrams representing the relation of the chromatin and linin from the stage of the spermatogonic monaster up to the beginning of the rest stage of the 1st spermatocytes. The linin spirem is shown in red, the secondary linin fibrils (Fig. 261) in black; in Figs. 257—259 the axial linin threads of the chromosomes are not shown, since in these stages they are hidden by the chromatin. For the sake of clearness only 4 chromosomes (*Chr*) are shown.

Fig. 257 shows the chromatin portions of the spirem segmenting from one another, while the linin spirem still remains continuous.

Fig. 258. Lateral view of a spermatogonic monaster, linin spirem still intact. Mantle fibres shown in black instead of in red, since it could not be determined whether in this mitosis they are derivatives of the linin spirem.

Fig. 259. Spermatogonic metakinesis, lateral view. The connective fibres (*C.F*) colored red since they are derivatives of the linin spirem. The exact relation of the linin elements in this stage could not be determined by actual observation, but are represented as deduced from the facts observed in the preceding and following stages. A continuous linin spirem present in each daughter plate of chromosomes, but the portions of it (axial fibres) contained within the chromosomes not shown. Probably the two daughter linin spirems are formed by a longitudinal splitting of the single continuous mother linin spirem (of the preceding figure).

Fig. 260. Lateral view of first spermatocyte, beginning of synapsis, showing the grouping of the 4 daughter chromosomes into two bivalent pairs; each chromosome has broken up into its component granules, and the latter are elongating preparatory to the longitudinal splitting. Connective fibres still present, but the mantle fibres have disappeared. The axial linin threads now visible, and the linin still in the form of a continuous spirem.

Fig. 261. Lateral view of spermatocyte in telophase or beginning of rest stage. Chromosomes split longitudinally, linin spirem still persistent. Secondary linin fibrils formed: these not colored in red, since it could not be determined whether they are derivatives of the linin spirem. The idiozome cap (*Id.Z*) and the Zwischenkörperchen-plate (*Z.K*) shown in their regular position; they mark the distal pole of the cell, while the opposite pole is the central pole; both these poles of the cell can be recognized with certainty from the stage of Fig. 259 to the stage of the 1st maturation monaster.

Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896—1897).

Die Anatomie von *Paryphanta hochstetteri* Pfr.

Von

Bruno Beutler.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Giessen.)

Hierzu Tafel 26—29.

Neuseelands Wälder sind die Heimath einer grossen Anzahl von Landschnecken. Diese sind im Allgemeinen klein und unbedeutend, und nur einige zeichnen sich durch eine ansehnliche Grösse aus, wie z. B. die schöne und seltene *Paryphanta hochstetteri* PFR. Sie ist die Vertreterin einer interessanten Gattung, die im System der stylommatophoren Pulmonaten eine noch zweifelhafte Stellung einnimmt, da über ihre Anatomie, abgesehen vom Bau der Radula und vom Mangel eines Kiefers, noch so gut wie nichts bekannt ist. Während man früher, mit Rücksicht auf die Form der Schale, *Paryphanta* zu den *Helicidae* rechnete (vgl. unter Andern ALBERS, 1850 u. 1860), fand man später, als auch die Thiere selbst bekannt wurden, einerseits, dass man Species zu einer Gattung zählte, die gar keine engern Beziehungen zu einander hatten, andererseits, dass die Gattung *Paryphanta* mit den *Helicidae* überhaupt nicht näher verwandt ist. Es war meines Wissens zuerst HUTTON (1882), der auf das Fehlen eines Kiefers und auf die Gestalt und Anordnung der Radulazähne bei *Paryphanta* aufmerksam machte. Auf Grund dieser Befunde wird die Gattung *Paryphanta*, im Anschluss an HUTTON, heute der Familie der Agnatha (vgl. unter Andern FISCHER, 1887, u. TRYON, 1885) untergeordnet. Diese Annahme muss jedoch noch so lange als ziemlich willkürlich betrachtet werden, bis bewiesen ist, dass *Paryphanta* in ihrem gesammten anatomischen Aufbau Beziehungen zu uns bekannten Gliedern der Agnatha aufweist.

Durch die Güte des Herrn Prof. SCHAUINSLAND in Bremen gelangte mein hochverehrter Lehrer, Herr Prof. SPENGEL, in den Besitz einiger Exemplare der Species *Paryphanta hochstetteri* PFR., die er mir zur anatomischen Untersuchung freundlichst überliess.

Im Folgenden habe ich meine Ergebnisse wiedergegeben. Wir werden sehen, ob und wie weit es gerechtfertigt ist, *Paryphanta* in verwandtschaftliche Beziehungen zu den Agnatha zu stellen. Zum Vergleich habe ich vornehmlich PLATE's Arbeit über *Daudebardia* und *Testacella* (1889) herangezogen.

Ich will nicht versäumen, Herrn Prof. SPENGEL meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Abhandlung, für das lebhafteste Interesse, das er ihr stets entgegenbrachte und für die ausserordentliche Liebenswürdigkeit, mit der er mir meine ganze Arbeit, insbesondere auch das Herbeischaffen der nöthigen Literatur, erleichterte.

Die Arbeit zerfällt in folgende Abschnitte:

- Cap. 1. Die äussere Gestalt.
 - Cap. 2. Die Histologie der Schale und der Haut. Fussdrüse.
 - Cap. 3. Der Verdauungsapparat.
 - Cap. 4. Der Geschlechtsapparat.
 - Cap. 5. Lunge, Herz und Niere.
 - Cap. 6. Das Nervensystem.
- Zusammenfassung und Schluss.

Die Thiere, die mir zur Verfügung standen, boten leider in mancher Hinsicht recht ungünstige Verhältnisse dar. Von den 8 Exemplaren, die ich erhalten hatte, war nur ein einziges geschlechtsreif. Dieses hatte im Todeskampf den Schlundkopf vor- und nach aussen gestülpt (vgl. Fig. 1—3 und 8—10 *ph*), so dass selbstverständlich die Lagerung der Organe des Vorderkörpers keine natürliche mehr sein konnte. Sämmtliche übrigen Thiere befanden sich in einem mehr oder weniger jugendlichen Zustand. Sie konnten hinsichtlich der Anatomie des Geschlechtsapparats nur wenige Berücksichtigung finden. 7 Exemplare, darunter das geschlechtsreife, stammten von Herrn Prof. SCHAUINSLAND, der sie in den Bergmulden in der Nähe der Elsmly-Bay (Neuseeland) gesammelt hatte. Das 8. Thier, das ich noch nachträglich erhielt, ist von Herrn Dr. THILENIUS in derselben Gegend Neuseelands gefunden. Es war zwar der Schale beraubt, schien aber offenbar auch ein Vertreter der Species *hochstetteri* zu sein. Erwähnen will ich noch, dass von den SCHAUINSLAND'schen Exemplaren von zweien nur die Vorderkörper vorhanden waren.

Bei meinen Untersuchungen liess ich 1 SCHAUINSLAND'sches Exemplar, sowie das von Dr. THILENIUS unberücksichtigt; 2 junge Thiere benutzte ich zu Quer-, bezw. Längsschnitten¹⁾, ein weiteres vornehmlich für die Verhältnisse des Pharynx, der Fussdrüse und des Nervensystems, das geschlechtsreife endlich für die Anatomie und Histologie des Geschlechtsapparats, für die Anatomie des Verdauungsapparats, abgesehen vom Pharynx, sowie der Lunge, des Herzens und der Niere.

Leider musste ich die Schalen zertrümmern, da die Thiere nicht ohne Verletzung daraus hätten entfernt werden können. Es war dies um so mehr zu bedauern, als Schalen von *Paryphanta hochstetteri* zu den Seltenheiten der zoologischen Sammlungen gehören und einen hohen Geldwerth haben.

1. Die äussere Gestalt.

Ueber die Form der Schale kann ich Neues wohl kaum berichten. Sie ist schon eingehend beschrieben und bei HOCHSTETTER (1863) auch abgebildet worden. Ich habe mich in meinen Zeichnungen (Fig. 1—3) darauf beschränkt, die Form wiederzugeben.

Die Schale ist eine äussere, rechts gewunden und zur Aufnahme des ganzen Thieres geeignet, über dessen Mitte sie liegt. Sie ist ein wenig flach gedrückt (Fig. 1) und weit, aber nicht tief genabelt (Fig. 3). Es sind $5\frac{1}{2}$ Windungen vorhanden, von denen sich die letzte rasch erweitert. Der Mundrand ist scharf und einfach, die Oeffnung schief gestellt und halbmondförmig.

Die Schale ist von grünlich-brauner Farbe und mit ungefähr 13 dunkelbraunen, schwach wellenförmigen Streifen durchzogen, die von verschiedener Breite sind. An der Unterseite ist die Schale

1) Da so grosse Objecte bei Paraffineinschluss schwer zu schneiden sind, entschloss ich mich, sie in Photoxylin einzubetten, und wandte, um die Reihenfolge zu erhalten, folgendes einfache Mittel an, das sich durchaus bewährt hat. Ich brachte die Schnitte nach einander einzeln in eine Reihe von numerirten Gläschen, indem ich jeweils nach 20 Schnitten wieder mit dem ersten Gläschen anfang, so dass dieses also Schnitt 1, 21, 41 u. s. w., das zweite Schnitt 2, 22, 42 u. s. w. enthielt. Die Verschiedenheit der in jedem Gläschen befindlichen Schnitte war gross genug, dass ihre Unterscheidung und die Bestimmung ihrer natürlichen Reihenfolge keine Schwierigkeit bot. Der Inhalt jedes Gläschens wurde für sich gefärbt; jeder Schnitt auf einen eignen Objectträger gelegt und numerirt. So erhielt ich von jedem Object eine vollständige geordnete Schnittreihe durch Combination der Schnitte aller 20 Gläschen.

dunkelbraun, fast schwarz. Auf diesen Punkt hat TRAVERS (1895) bereits aufmerksam gemacht. Er betont, dass bei der typischen *Paryphanta hochstetteri* die Schale an der Unter- und Oberseite gleichmässig hell gefärbt ist, und betrachtet daher jene dunkle Form als eine Varietät, die er vorläufig „the dark *hochstetteri*“ nennt. Für diese Bezeichnung will ich den lateinischen Ausdruck einführen und unser Thier demgemäss „*Paryphanta hochstetteri* PFR. var. *obscura*“ nennen.

Die Schale zeichnet sich durch ihre elastische Biogsamkeit aus, die sich namentlich bei jüngern Thieren sofort bemerkbar macht. Es hängt dies mit dem histologischen Bau der Schale zusammen, auf den ich im 2. Capitel eingehen werde.

Die Grösse der Schalen betrug:

- 1) geschlechtsreifes Thier: gr. Durchm. 5,3 cm; kl. Durchm. 4,8 cm; Höhe 2,7 cm;
- 2) mittelgrosses Thier: gr. Durchm. 4,15 cm; kl. Durchm. 3,6 cm; Höhe 2,2 cm;
- 3) zwei junge Thiere von ziemlich gleicher Grösse:
 - a) gr. Durchm. 3,5 cm; kl. Durchm. 2,9 cm; Höhe 1,75 cm;
 - b) Schale zum Theil zertrümmert: gr. Durchm. 3,2 cm; kl. Durchm. 2,75 cm; Höhe 1,6 cm (?);
- 4) kleinstes Exemplar: gr. Durchm. 2,2 cm; kl. Durchm. 2 cm; Höhe 1,25 cm.

Die äussere Gestalt des Thieres selbst bietet keine besonderen Eigenthümlichkeiten dar. Der Vorderkörper ähnelt dem unserer einheimischen *Helix pomatia* L. ganz ausserordentlich; er dürfte vielleicht etwas gedrungener erscheinen. Vornehmlich unterscheiden sich beide Thiere durch die Farbe. Diese ist bei *Paryphanta hochstetteri* an den Spiritusexemplaren auf dem Rücken, der die bekannte Felderung zeigt, ein Schiefergraublau, das im Bereich des Mantelrandes in ein Blauschwarz übergeht. Die Fusssole ist hell graublau. Dem Fussrand entlang läuft, auf der dorsalen Seite des Thieres, eine schmale Furche oder Rinne. Sie zeichnet sich, wie ich hier einschalten will, von der übrigen Haut nur durch ein etwas höheres Epithel aus.

Der Kopf besitzt 2 Paare von Fühlern, von denen das hintere die Augen trägt. Wenn ich eine Abbildung, die uns Cox (1888) von *Paryphanta busbyi* giebt, heranziehen und auf *P. hochstetteri* übertragen darf, so sind die Fühler an den Spitzen gleichmässig keulenförmig verdickt, Verhältnisse, die natürlich an conservirten Thieren

nicht mit Sicherheit aufgeklärt werden können. Hinter dem rechten Fühler liegt, wie bei *Helix*, die vereinigte Geschlechtsöffnung (Fig. 2 und 8—10).

Der Mantelkragen (STREBEL) ist einfach und nicht längs gefaltet. Seine der Schale zugekehrte Seite ist gelb, die gegenüberliegende dunkel gefärbt. Die Uebergangsstelle vom Kragen in die Körperhaut ist hell geblieben und nur schwach pigmentirt. Der Mantelkragen erweitert sich auf der rechten Seite zu einem dreieckigen Flügel, in dem Lungenöffnung und After liegen. Auf seiner Aussenseite ist er durch ein bräunliches Band ausgezeichnet (Fig. 10 und 11 *drp.*), das dem Mantelrande dicht entlang zieht. Es wird, wie ich im 2. Capitel zeigen werde, durch ein Drüsenpolster hervorgerufen.

Der Fuss ist vorn quer abgestutzt und läuft nach hinten spitz zu. Er ist durch eine mediane Längsrinne (Fig. 1 und 3), die bei den verschiedenen Individuen ungleich weit nach hinten reicht, in zwei Hälften geschieden. Ausserdem sind noch zahlreiche, schwach sichtbare Querfurchen vorhanden, die in Abständen von ungefähr 2 mm die Fussohle durchziehen. Die Länge des Fusses beträgt bei dem geschlechtsreifen Thier annähernd 6 cm, die Breite, in der Mitte gemessen, 3,5 cm.

Eine Schwanzdrüse fehlt.

Der dünnhäutige Eingeweidebruchsack ist von gelblicher Farbe und in seiner Gestalt ein treuer Ausguss der Schale.

Paryphanta hochstetteri bietet in ihrer äussern Gestalt mithin Verhältnisse dar, wie wir sie bei unsern einheimischen *Helix*-Arten zu finden gewohnt sind. Wie bei diesen ist die Schale gross und liegt über der Mitte des Körpers, die Geschlechtsöffnung befindet sich dicht hinter dem rechten Fühler.

Bei den europäischen Testacellen (*Testacella* und *Daudebardia*) ist die Schale rudimentär und an das Hinterende des Thieres verlagert. Die Geschlechtsöffnung erscheint viel weiter nach hinten gerückt, der ganze Körper gestreckt und in die Länge gezogen.

2. Die Histologie der Schale und der Haut. Fussdrüse.

Die Schale besteht aus 2 Schichten, aus einer äussern Cuticularschicht und einer innern Kalkschicht. Die Cuticularschicht (Fig. 4 *cu*) ist braun und verleiht der Schale die Farbe. Sie entspricht offenbar jener „coriaceous epidermis, enveloping or extending beyond the peristome“, von der TRYON (1885) berichtet und die wir in allen Beschreibungen antreffen. Sie ist geschichtet und erstreckt sich

ein ganz beträchtliches Stück über die Kalkschicht hinaus, die sie auch an Dicke etwa um das Vierfache übertrifft.

Die Kalkschicht (*ca*) ist weiss und zeigt schon mit unbewaffnetem Auge auf der innern Fläche eine deutliche Felderung. Dass es thatsächlich eine Kalkschicht ist, davon können wir uns leicht durch Behandeln mit Salzsäure überzeugen: unter heftiger Kohlensäureentwicklung verschwindet der kohlensaure Kalk, und eine spärliche organische Grundsubstanz bleibt zurück. Ein Dünnschliff durch die Schale zeigt uns folgendes Bild: Die Kalkschicht ist horizontal gestreift. Ausserdem wird sie von vertical gerichteten Spalten durchzogen, die offenbar mit jener schon makroskopisch sichtbaren Felderung in Beziehung stehen. Danach zu urtheilen, wäre die Kalkschicht aus lauter kleinen Tafelchen aufgebaut, die dicht an einander geschmiegt und zu einem Ganzen verknüpft sind. Neben den horizontalen Streifen sind endlich noch solche vorhanden, die die Kalkschicht schräg, aber in zwei verschiedenen, um etwa 45° gegen einander geneigten Richtungen durchziehen. Die Verhältnisse, die Cuticular- und Kalkschicht darbieten, sind aus Fig. 4 zu erkennen. An entkalkten Schnitten erscheint die Kalkschicht vollkommen homogen; mit BÖHMER'schem Hämatoxylin hat sie sich deutlich violett gefärbt.

Ich will nunmehr zur Histologie der Haut übergehen.

Schon bei makroskopischer Betrachtung eines Schnittes durch den Rücken und die Seitenwandungen des Vorderkörpers erkennt man 2 Lagen, eine äussere, die durch ihre dunkle Farbe von der innern hellen sich deutlich abhebt. Die äussere setzt sich aus Muskel- und Bindegewebe zusammen, in das einzellige Drüsen und zahlreiche Pigmentzellen eingebettet sind. Die innere ist rein musculöser Natur, und zwar besteht sie aus Ringmuskeln, die von Längsmuskelbündeln durchzogen werden.

Die Haut besteht aus einem cubischen Epithel, dem eine Cuticula fehlt. Die einzelnen Zellen besitzen kleine, rundliche Kerne. Im Bereich des Fusses verhält sich die Haut etwas anders, indem hier die Zellen zu einem ziemlich hohen Cylinderepithel vereinigt sind, das länglich-ovale Kerne an der Basis birgt.

Die Hautdrüsen sind durchgängig einzellige Drüsen. Wir dürfen wohl im Ganzen 4 Arten unterscheiden:

1) Am häufigsten sind grosse und dunkle Drüsenzellen (Fig. 5 *dr*₁), deren Secret sich mit BÖHMER'schem Hämatoxylin intensiv färbt und die grob gekörnelt erscheinen. Sie sind über den ganzen Vorderkörper und den Mantelrand verbreitet.

2) Auf den Mantelkragen beschränkt sind kleinere, keulenförmige Drüsenzellen (dr_2), die hier dicht gedrängt auftreten. Sie haben den Farbstoff nur wenig aufgenommen und erscheinen daher blass violett. Ihr Protoplasma ist homogen und enthält einen dunklen, fein gekörneltten Kern, der meist einen Nucleolus erkennen lässt.

3) Im 1. Capitel habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass der Mantelkragen durch ein bräunliches, dem Mantelrand entlang ziehendes Band ausgezeichnet ist. Ein Querschnitt zeigt, dass, wie ich oben eingeschaltet habe, dieses durch ein mächtiges Drüsenpolster (drp) hervorgerufen wird. An keiner andern Stelle dürften die Drüsen so dicht wie hier liegen. Dieselben sind offenbar sehr lang und schmal und besitzen je einen relativ kleinen Kern. Sie scheinen zu Complexen vereinigt zu sein. Jedoch besitzt jede Drüsenzelle ihre eigene Ausmündung. Das Protoplasma, bezw. das Secret, hat sich mit Hämatoxylin stark gefärbt.

4) Endlich sind noch sog. „Farbdrüsen“ zu erwähnen, die auf den Mantelrand beschränkt sind. Sie sind am seltensten und durch eine ansehnliche Grösse ausgezeichnet. Ihr Ausführungsgang ist lang und schmal. Der Farbstoff ist gelbbraun; er lässt die Drüsen sofort erkennen. Der Kern ist relativ klein, aber gut wahrnehmbar.

Der Fuss ist rein musculös. Er entbehrt jeglicher einzelliger Drüsen, ist aber dafür durch einen langen und zartwandigen Drüsen-schlauch, die Fussdrüse, ausgezeichnet. Diese ist in ihrem vordern und mittlern Theile mässig, in ihrem hintern Abschnitt etwas stärker gewunden. Sie ragt frei in die Leibeshöhle hinein und dürfte wohl im Leben annähernd über die Mediane der Fussfläche zu liegen kommen. Mit ihrem hintern blinden Ende ist sie durch Bindegewebe an die Fussmuskulatur geheftet. Vorn mündet sie, dicht hinter der Mundöffnung, nach aussen. Auf Schnitten macht es den Eindruck, als münde sie sogar in diese ein, ein Befund, der natürlich in dem Contractionszustande des Thieres seine Begründung findet. Schon bei äusserer Betrachtung erkennt man, dass die Fussdrüse in ihrem vordern Abschnitt zartwandiger und überhaupt dünner ist als in ihrem hintern, dass aber eine scharfe Grenze nicht besteht, sondern der Uebergang allmählich erfolgt. Auf Schnitten lassen sich natürlich die Verhältnisse erst mit Sicherheit feststellen. Danach lässt die Fussdrüse 3 Teile erkennen, einen vordern, einen mittlern und einen hintern.

Am einfachsten ist der mittlere gebaut. Das Lumen der Drüse erscheint auf Querschnitten oval; das es auskleidende Epithel ist ein

sich überall gleich verhaltendes Cylinderepithel. Die Drüsenzellen sind zu zwei Portionen vereinigt, die zu beiden Seiten des Lumens gelagert sind.

Im vordern Abschnitt (Fig. 6) erscheint das Lumen der Drüse dadurch etwas modificirt, dass es auf der ventralen Seite zur Ausbildung einer breiten, aber seichten Rinne gekommen ist und dass in dieser das Cylinderepithel etwas niedriger ist.

Der hintere Abschnitt (Fig. 7) verhält sich wesentlich anders. Wie ich vorhin gesagt habe, ergibt sich schon bei äusserer Betrachtung, dass dieser Theil dicker als der übrige ist. Diese Thatsache lässt sich noch besser bei einem Vergleich von zwei Querschnitten durch jene Partien erkennen. Fig. 6 und 7 zeigen diesen Unterschied ganz vorzüglich. Ferner sind im hintern Drüsenabschnitt die Drüsenzellen nicht mehr ausgesprochen seitlich, sondern mehr dorsal gelagert, wenn sich auch zwei Portionen immerhin noch unterscheiden lassen. Ausserdem ist ein Polster von wirr durch einander laufenden Falten vorhanden. Es ist dem Boden aufgelagert und verengt das Lumen um ein Bedeutendes. Das Epithel, das dieses Polster bekleidet, ist ein Cylinderepithel; es ist höher als das übrige, verhält sich aber sonst wie dieses.

Die Drüsenzellen bewahren überall ziemlich den gleichen Charakter. Sie besitzen alle einen relativ grossen, dunklen Kern. Der Zelleib ist bei der Färbung auffallend hell geblieben. Sie unterscheiden sich ganz erheblich von den von PLATE für *Daudebardia rufa* in seiner fig. 16 dargestellten. Ausführungsgänge konnte ich mit Sicherheit nicht mehr nachweisen. Wimperhaare waren nicht vorhanden, vielleicht eine Folge der Conservirung.

Wollen wir bei der systematischen Bestimmung von *Paryphanta hochstetteri* die Fussdrüse berücksichtigen, was ja gerechtfertigt erscheint, so dürfte vor allem ihre Länge und ihre Lage in der Leibeshöhle massgebend sein. Vergleichen wir diese beiden Punkte mit den Angaben PLATE'S über *Testacella*, so finden wir fast dieselben Verhältnisse wie bei dieser Gattung. In Bezug auf die Fussdrüse lässt sich daher auf eine Verwandtschaft zwischen *Testacella* und *Paryphanta* schliessen.

3. Der Verdauungsapparat.

Um die Verhältnisse des Verdauungsapparats, wenigstens die des Pharynx, studiren zu können, musste ich mich an junge Thiere halten, da das geschlechtsreife Exemplar wegen der Vorstülpung des Schlundkopfs dazu nicht zu gebrauchen war.

Die Mundöffnung (Fig. 12) ist von 3 Lippen umstellt und erscheint daher auf Querschnitten Yförmig. Ein Kiefer fehlt. Die Mundhöhle ist als eine Einstülpung der äussern Haut, wie diese von einem Cylinderepithel bekleidet.

Die Mundhöhle geht allmählich in den mächtig entwickelten Pharynx (Fig. 11 *ph*) über. Dieser ist ein musculöser Sack, der ungefähr 6mal so lang wie dick ist und seitlich schwach abgeplattet erscheint. Er reicht bis an das Hinterende der Leibeshöhle. Seine Lage ist recht eigenthümlich. Er beschreibt nämlich einen nach rechts offenen Bogen, so dass er nicht mehr über der Mediane, sondern, mit Ausnahme vom Vorderende, links von ihr zu liegen kommt. Diese Thatsache erklärt sich einfach dadurch, dass der Pharynx wegen seiner ausserordentlichen Länge den Windungen des Gehäuses ausweichen musste, wodurch eben eine Krümmung und eine theilweise Verlagerung zu Stande kam.

Schon bei äusserer Betrachtung zeigt der Pharynx eine Sonderung in zwei Abschnitte, einen vordern und einen hintern. Ihre Grenze liegt etwas hinter dem Ursprung des Oesophagus (Fig. 11 *oes*). Der erste oder vordere Abschnitt erscheint um seine Längsaxe um etwa 45° gedreht, und zwar von links nach rechts, über die Dorsalseite gerechnet. Der Oesophagus und die diesem Abschnitt aufgelagerten Cerebral- und Buccalganglien (vgl. unten) wurden bei dieser Drehung in Mitleidenschaft gezogen und kamen dadurch mehr nach rechts und unten zu liegen. Der zweite Abschnitt des Pharynx ist, wenn überhaupt, so doch nur ganz wenig um seine Längsaxe gedreht. Er zeichnet sich durch eine mässige Anschwellung an seinem blinden Hinterende aus. Es ist zur Ausbildung von 2 seitlichen, musculösen Wülsten, sog. „Hinterbacken“ (PFEFFER), gekommen, zwischen denen auf der Ventralseite eine schmale mediane Rinne zu bemerken ist. Ausserdem ist das Hinterende nach unten und vorn umgebogen, Verhältnisse, die an die des Stützbalkens (vgl. unten) eng geknüpft sind.

An das Hinterende des Pharynx heften sich zwei Muskelpartien. Die eine geht nach vorn, die andere nach hinten.

Letztere besteht aus 2 breiten Muskelbändern (Fig. 9 *retr.ph*), die sich an den beiden Hinterbacken inseriren. Sie sind Retractoren, bewirken ein Zurückziehen des gesammten Pharynx. Sie laufen dem Oesophagus und Columellaris (vgl. unten) entlang, vereinigen sich erst spät mit einander und noch später mit dem Spindelmuskel.

Die nach vorn gehende Musculatur besteht gleichfalls aus 2 kräftigen Muskelbändern (Fig. 11 *protr.stb*). Sie bewirken ein Vorbewegen des Stützbalkens, können also als Protractoren aufgefasst werden. Sie nehmen in 2 vor den Hinterbacken ventral und seitlich gelegenen, schwach ausgeprägten Rinnen ihren Ursprung, wo sie sich spitz auskeilen, und heften sich zu beiden Seiten der Oesophagusmündung an die Pharynxwandung an.

Bewirken diese beiden Muskelbänder nur ein Vorbewegen des Stützbalkens, so sind endlich noch zwei Portionen von mehr oder weniger breiten Muskeln vorhanden, die ein Vorstülpen des ganzen Schlundkopfes veranlassen. Sie entspringen etwas vor dessen Mitte, auf der Dorsal- bzw. Ventralseite, und inseriren sich in der Gegend des Mundes.

Im Anschluss an die Pharynxmuskeln seien die Retractoren der Fühler und des Fusses besprochen.

Die beiden Fühlerretractoren derselben Seite vereinigen sich bald zu je einem gemeinsamen Muskelband. Das der linken Seite zieht links, das der rechten rechts vom Pharynx diesem entlang. Am Hinterende, ungefähr in der Mediane des Thieres, verschmelzen sie, jedoch getrennt, mit dem Columellaris.

Dieser entspringt als ein sehr breites und mächtiges Muskelband vor der Mitte der Fussfläche und inserirt sich ziemlich weit oben, nahe den ersten Windungen, an der Columella.

Ich kehre wieder zum Schlundkopf zurück.

Die Wandungsmusculatur des Pharynx besteht vorzugsweise aus Ringmuskelfasern. Daneben finden sich ausserdem, aber sehr spärlich, radiär angeordnete Muskelbündel, und noch seltener sind Längsmuskeln.

Der Stützbalken (Fig. 14—18 *stb*) zieht sich durch den ganzen Pharynx und füllt dessen Lumen zum grössten Theil aus. Er stellt eine Rinne mit hohen Seitenwänden dar und trägt die Radulascheide. Nach vorn entsendet er in das Pharynxlumen einen Zapfen, der auf allen Seiten von den Radulazähnen besetzt ist. Durch seitliche Muskelstränge (Fig. 15—18 *c*) ist er an die Wand des Pharynx geheftet. Dadurch erscheint dessen Lumen auf Querschnitten in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt gesondert. Beide gehen vorn in einander über.

Den ventralen Abschnitt nennt PLATE „untere Radulatasche“. Ich will dafür den Ausdruck „Pharynxbucht“ gebrauchen. Diese (Fig. 15—17 *phb*) zieht sich sehr weit nach hinten und trägt auf der

dorsalen Seite bis an ihr blindes Ende Zähne. Dies ist bei *Daudebardia rufa* und *D. sauleyi* nicht der Fall. Die Testacellen scheinen sich jedoch wie *Paryphanta* zu verhalten, wie eine Abbildung PLATE's von *Testacella haliotidea* (fig. 48) zeigt.

Den dorsalen Theil des Pharynxlumens können wir „Radulascheide“ oder mit RÖSSLER (1885) „Radulatasche“ nennen. PLATE verwendet den Ausdruck „Radulascheide“ theils in demselben Sinne, theils aber scheint er damit eine Falte zu bezeichnen, die von der dorsalen Wand des Pharynx in das Lumen herabhängt und auch bei *Paryphanta* vorhanden ist (Fig. 17 u. 18 *krs*). Diese Falte, die ich den „Kiel der Radulascheide“ nennen will, beginnt ziemlich dicht hinter der Oesophagusmündung (Fig. 15 *oes*) und reducirt die Radulascheide zu einer Uförmigen Spalte (Fig. 17 u. 18 *rs*). Der Kiel ist in seinem vordersten Theil hohl (Fig. 17 *inv*), stellt mithin hier ein Rohr dar. Dieses ist hinten blind geschlossen und steht vorn mit der Radulascheide in Verbindung. PLATE hat diesen Hohlraum im vordern Theil des Kiels von *Daudebardia rufa* in seiner fig. 28 zwar abgebildet, sogar mit *inv* bezeichnet, erwähnt aber in seinem Text nichts davon.

Das hinterste Ende des Stützbalkens ist nach unten umgebogen (Fig. 19). Dadurch erscheint das Hinterende des Pharynx, wie ich oben erklärte, nach vorn und unten umgeschlagen. Da, wo der Stützbalken diese Biegung macht, verlässt ihn die Radulascheide, so dass sie hier in die Wandungsmusculatur des Parynx eingebettet ist.

Die Odontoblasten liegen im hintersten Winkel der Radulascheide. *Paryphanta hochstetteri* würde sich also darin der *Testacella fischeriana* und *T. bisulcata* (?) anschliessen. Eine so seltsame Bildung, wie sie PLATE bei den übrigen Testacellen beschreibt, wenn er sagt: „Die Radulascheide wird bei *Testacella* nur in der vordern Hälfte vom proximalen Theil der Radula erfüllt, die ganze hintere stellt ein leeres Rohr dar, wie es bei *Daudebardia* nicht vorkommt“, besteht also bei *Paryphanta hochstetteri* nicht.

Bevor ich auf einzelne Punkte der Histologie des Pharynx eingehe, will ich vorher noch die Radula besprechen.

Die Zähne sind in der Radulascheide nach hinten (Fig. 20), in der Pharynxbucht demgemäss nach vorn gerichtet und in Reihen angeordnet, die dort nach vorn (Fig. 20), hier nach hinten divergiren. Es ist ein Mittelzahn vorhanden (Fig. 21 u. 22), wie bei *Testacella maugei* und *T. bisulcata*. Er unterscheidet sich von den angrenzenden Seitenzähnen vor allem durch seine Kleinheit (Fig. 22). Die übrigen Zähne unterscheiden sich unter einander wesentlich nur durch ihre

Grösse (Fig. 23a u. 23b), indem sie nach dem Rand zu kleiner werden. Es ist meines Erachtens nicht angebracht, einen Unterschied zwischen Seiten- und Randzähnen zu machen, da der Uebergang sehr allmählich, ohne scharfe Grenze, erfolgt. Die Zahnformel würde bei *Paryphanta hochstetteri* $59 + 1 + 59 \times 75$ lauten oder, für die rechte Hälfte eines Radulagliedes, incl. Mittelzahn (nach STREBEL), 1—59 (75). Die Zähne besitzen eine schmal sohlenförmige Basis und keine Widerhaken (Fig. 21—24). Sie sind schwach gekrümmt und laufen in eine einfache Spitze aus. Nur auf der rechten Seite fast eines jeden Gliedes besass das eine Thier, das ich untersuchte, an einem der 7 ersten Zähne von aussen 2 Spitzen (Fig. 23a). Doch dürfte dies wohl als eine Abnormität zu betrachten sein. Die jüngsten Zähne sind schön gelbbraun gefärbt, die ältern blass.

In histologischer Beziehung habe ich vornehmlich den Stützbalken und die Odontoblasten untersucht.

Ersterer scheint bei *Paryphanta hochstetteri* weder von knorpliger, noch von musculöser Beschaffenheit zu sein. Er besteht aus radiär angeordneten Fasern (Fig. 25 rf). Diese sind lang und schmal, an ihren beiden Enden ein wenig zugespitzt und liegen dicht zusammen. Ob sie je einen Kern oder deren mehrere besitzen, konnte ich nicht entscheiden, da ich Zupf- oder Quetschpräparate nicht angefertigt habe. Die Kerne (k'') sind oval, auf dem Querschnitt rund. Neben ihnen finden sich, wenn auch nur spärlich, noch ganz kleine Kerne (k'), die zwischen den Fasern liegen und jedenfalls Gefässen, die den Stützbalken durchziehen, angehören.

Dass diese Fasern musculöser Natur seien, wie dies PLATE für *Daudebardia* und *Testacella* behauptet, kann ich für *Paryphanta* nicht zugeben. Bei Untersuchung auf Querschnitten erweisen sie sich als fünf- bis sechsseitige Prismen, die einander dicht angeschmiegt sind. Hin und wieder ist ein Kern getroffen. Das Protoplasma der Fasern ist fein gekörnelt, von Fibrillen ist keine Spur zu sehen. Fig. 26 zeigt uns einen Querschnitt durch dieselben, Fig. 27 zum Vergleich einen solchen durch ein Muskelbündel. Die Unterschiede sind klar und deutlich. Es ist meines Erachtens vollständig ausgeschlossen, dass diese Fasern des Stützbalkens Muskelfasern seien.

Längsfasern, die nach PLATE bei *Daudebardia* und *Testacella* den Stützbalken durchziehen, sind bei unserm Thier nicht vorhanden. Dagegen wird hier der ganze Stützbalken von einer dünnen Längsmuskellage bedeckt (Fig. 25 l). Sie fehlt nur im Bereich des Ansatzes jener seitlichen Muskelstränge (Fig. 15—18 c), die den Stütz-

balken in seiner Lage fixiren. Sie dürfte vielleicht jenen Längsmuskeln bei *Daudebardia* und *Testacella* entsprechen, die dann bei diesen von der Oberfläche in das Innere des Stützbalkens verlagert worden wären. Der Stützbalken ruht innerhalb eines von Blutflüssigkeit angefüllten Sackes, dessen Wand aus einer dicken Längsmuskellage besteht (Fig. 25 *l'*), und dessen Lumen durch den Stützbalken natürlich zu einem Spalt (*spa*) reducirt ist. Durch Schrumpfung der Radula bei der Conservirung erscheint dieser Spalt weiter und geräumiger, als er es im Leben wohl sein dürfte.

Meine Befunde weichen demnach von denjenigen PLATE's über *Daudebardia* und *Testacella* wesentlich ab. Auffallend ist es immerhin, dass ein anatomisch und physiologisch so scharf charakterisirtes und beständiges Organ, wie es der Stützbalken der Radula ist, in seinem histologischen Bau solche Verschiedenheiten aufweisen soll. PLATE führt zur Stütze seiner Ansicht unter anderm an, am hintern Ende des Stützbalkens gingen dessen Fasern ohne Grenze in die Muskelfasern des Pharynx über. Auch das kann ich an meinem Object nicht bestätigen, muss es vielmehr ganz bestimmt in Abrede stellen. Die Zellen des Stützbalkens endigen an der einen und die Muskelfasern an der andern Fläche einer zarten Membran (vgl. Fig. 19). Auch gegenüber den seitlichen Muskelfasern (Fig. 15—18 *c*) sind die Zellen des Stützbalkens ganz scharf abgegrenzt und durch eine Membran von ihnen geschieden.

Dass man das Gewebe des Stützbalkens nicht für Knorpel erklären darf, wird man zugeben müssen. Dass es nicht Muskelgewebe ist, halte ich nach meinen obigen Beobachtungen für ebenso sicher. Meines Erachtens handelt es sich um eine elastische Platte von eigentlicher Structur, und die an- oder einliegende Längsmusculatur dürfte dazu dienen, ihr eine gewisse Spannung zu verleihen, vielleicht auch in bestimmtem Grad ihre Gestalt zu verändern.

Die Odontoblasten liegen, wie ich bereits hervorgehoben habe, im blinden Ende der Radulascheide. Sie stellen eine helle, homogene Plasmamasse dar, in der viele runde Kerne liegen (Fig. 28 u. 29 *od*). Zellgrenzen sind nicht vorhanden. Das Ganze hat ungefähr Hufeisenform und erstreckt sich auf den Boden und die Seitenwände der Radulascheide. Die beiden Schenkel werden dorsalwärts durch den Kiel von einander geschieden und reichen weit nach vorn, so dass ihre Ausläufer auf Querschnitten noch lange sichtbar sind. Die Odontoblasten setzen sich scharf gegen das angrenzende Epithel ab. Dieses ist im hintersten Ende aus sehr hohen, fadenförmigen Zellen

gebildet, deren Kerne in mehreren Schichten über einander liegend erscheinen (Fig. 28 u. 29 *eph*). Das übrige Epithel der Radulascheide ist ein Cylinderepithel mit dunkeln, ovalen Kernen (Fig. 29 *ep*). Es bekleidet theils den Kiel, theils trägt es die Basalmembran (*bm*) mit den Radulazähnen.

Zum Schluss möchte ich noch betonen, dass das den Pharynx auskleidende Epithel von einer farblosen, glashellen, an manchen Stellen ziemlich dicken Cuticula bedeckt ist, während die Mundhöhle und die äussere Haut, wie es aus Obigem hervorgeht, einer solchen entbehrt. *Paryphanta hochstetteri* verhält sich in diesem Punkt gerade umgekehrt wie *Daudebardia* und *Testacella*.

Wir wenden uns nun zum übrigen Verdauungsapparat.

An den Pharynx schliesst sich der Oesophagus (Fig. 8, 9, 11, 30 u. 31 *oes*). Er entspringt in der Mitte des erstern, wobei die oben geschilderte Drehung zu berücksichtigen ist. Von seinem Ursprung aus zieht er nach hinten, der rechten Seite des Schlundkopfes entlang (Fig. 11), begleitet von dessen Retractoren und dem Columellaris (Fig. 9). Er ist sehr lang und eng und besitzt eine stark musculöse Wandung. Er verjüngt sich in dem Maasse, als er sich seinem Uebergang in den Magen nähert. Dieser, wie der gesammte übrige Darm (vgl. unten) ist in die Spirale eingebettet.

Der Magen (Fig. 30 u. 31 *sto*) stellt einen dickwandigen, blasenartigen Sack dar und erscheint von der Speiseröhre kaum abgesetzt. Die hintere Grenze des Magens ist durch die Einmündung zweier Gallengänge gegeben, die von links und rechts her zu ihm hinziehen (Fig. 31 *hg*). Auf ihn folgt nicht unmittelbar der dünnwandige Mitteldarm, sondern zwischen beide ist noch ein kurzer, musculöser Abschnitt eingeschoben. Dieser setzt sich vom Magen nicht scharf ab, ist aber vom Darm wegen seiner dicken Wand schon äusserlich zu unterscheiden. Ich will diesem Theil (Fig. 31 *pyl*) die Bezeichnung „Pylorus“ geben. Er liegt hinter dem Magen, und dasselbe gilt von dem Anfang des Mitteldarms. Dessen Verlauf lässt sich nur schwer beschreiben. Zum bessern Verständniss habe ich in Fig. 30 den Darmcanal, wie uns dieser bei einer Betrachtung des Thieres von vorn erscheint, wiedergegeben.

Vom Pylorus aus wendet sich der Mitteldarm, also hinter dem Magen, nach rechts und zum Boden der Leibeshöhle. Hier biegt er nach vorn um und zieht an Herzkammer (*ventr*) und Nierenbasis (*nb*) vorbei. Dann wendet er sich nach links, aber immer noch dem Boden der Leibeshöhle auflagernd, und kommt so vor den Magen zu

liegen. Hierauf steigt er langsam nach oben, biegt nach rechts um, so dass er in diesem Abschnitt dem Magen auflagert und bei einer Betrachtung von oben denselben fast vollkommen verdeckt (Fig. 10). In seinem letzten Theil weist der Mitteldarm 4 blasenartige Erweiterungen auf (Fig. 30 1, 2, 3, 4), von denen die 4. am stärksten entwickelt ist. Sie sind durch angehäuften Nahrungsballen verursacht und durch je eine ringförmige Einschnürung im Innern von einander getrennt. Doch ist es wohl kaum anzunehmen, dass ihre Zahl beständig ist; es dürften vielmehr vorübergehende Bildungen sein, da ihnen keine Verschiedenheiten im Bau der Wand entsprechen.

Die Fortsetzung des Mitteldarms ist der Enddarm (*rect*). Er verläuft in der Seitenwand der Lungenhöhle (Fig. 5 *rect*) und mündet mit dem After (Fig. 30 *an*) nach aussen. Eine Grenze zwischen Mittel- und Enddarm ist nicht vorhanden. Der After liegt dicht hinter der Lungenöffnung und ist schwach pigmentirt. An ihn schliesst sich eine nach aussen, in der Verlängerung des Enddarms, ziehende Rinne, die auffallend heller als ihre dunkle Umgebung und so kaum zu übersehen ist.

Dem Oesophagus liegt, noch im Bereich des Pharynxendes, eine Speicheldrüse (Fig. 11 *sal*) sattelförmig auf. Sie ist ungefähr halb so gross wie der Pharynx. Von ihrer Oberseite betrachtet (Fig. 32), erscheint sie als ein einheitliches Gebilde, und nur am distalen Ende ist durch einen kleinen Einschnitt die ursprüngliche Zweizahl angedeutet. Diese kommt auf der Unterseite (Fig. 33) besser zum Ausdruck, indem hier eine schmale, aber relativ tiefe Rinne in der Mediane besteht (*r*). Durch das Vorhandensein von 2 Ausführungsgängen ist bewiesen, dass die Speicheldrüse von *Paryphanta hochstetteri* den beiden mit einander verschmolzenen Speicheldrüsen anderer Gastropoden entspricht. Die beiden Ausführungsgänge sind sehr lange und dünne Schläuche und münden neben der Austrittsstelle des Oesophagus in den Pharynx ein.

Es sind zwei Leberpartien vorhanden (Fig. 10 *hep* und *hep'*), die von rechts und links in den Magen einmünden. Die rechte (*hep*) ist von verhältnissmässig sehr geringer Grösse. Sie liegt vor und zum Theil etwas links von dem Magen und ist diesem und dem aufsteigenden Abschnitt des Mitteldarms aufgelagert. Die linke (*hep'*) nimmt die ganzen ersten Windungen ein und beherbergt die Zwitterdrüse (vgl. unten). Die beiden Lebergänge sind kurze, cylindrische Canäle mit dicker Wand.

Die Speiseüberreste, die sich im Magen und in den blasenartigen

Erweiterungen des Mitteldarms noch vorhanden, waren theils vegetabilischen Ursprungs, theils deutete ein wohl erhaltenes kleines Schneckengehäuse im Mitteldarm darauf hin, dass *Paryphanta* auch animalische Kost nicht zu verschmähen scheint. Unsere Thiere dürften demnach fleisch- und pflanzenfressend sein.

In histologischer Beziehung sei noch Folgendes über den Verdauungsapparat bemerkt.

Das Epithel des Oesophagus ist stark längs gefaltet. Die Falten sind zahlreich und dicht an einander gedrängt. Es besteht aus Cylinderzellen mit ovalen Kernen an der Basis. Seine Wand ist aus Ring- und Längsmuskelfasern zusammengesetzt, die wirr durch einander laufen und eine Unterscheidung einzelner Schichten nicht zulassen. In sie eingebettet liegen einzellige Drüsen, die zwischen den Epithelzellen in das Lumen münden. Sie haben sich mit Hämatoxylin intensiv gefärbt, treten aber nur spärlich auf.

Denselben Bau wie der Oesophagus zeigt der Magen. Nur in einem Punkt weicht er von jenem ab: Einzelne Partien des ihn auskleidenden Cyliinderepithels zeichnen sich durch eigenthümliche, blasige Zellen aus. Sie sind bei der Färbung ganz blass geblieben und dürften wohl als Secretionszellen aufzufassen sein. Nach seinem distalen Ende hin werden die Drüsen seiner Wandung zahlreicher. Dies steigert sich, je näher er dem Pylorus kommt. Hier liegen die Drüsenzellen dicht gedrängt, scheinen aber denselben Charakter wie die andern zu besitzen.

Mittel- und Enddarm bieten in histologischer Richtung wohl kaum einen Unterschied dar. Ihre Wand besteht aus einem Cyliinderepithel und einer dünnen Ringmuskelschicht. Ersteres ist etwas niedriger als im Magen und längs gefaltet. In den blasigen Erweiterungen des Mitteldarms (vgl. oben) sind die Falten ausserordentlich niedrig und flach geworden. In der Wand liegen einzellige Drüsen, die in das Lumen einmünden. Im Allgemeinen sind sie spärlich vorhanden. Nur da, wo Mittel- und Enddarm in einander übergehen, liegen sie dichter zusammen, wenn auch nicht in dem Maasse wie beim Pylorus.

Die Speicheldrüse ist eine dichte Masse rundlicher Zellen. Bei einer Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange erscheinen die meisten von einem dunkelblau gefärbten, schaumigen oder netzförmigen Gerüst (Gerinnsel?) eingenommen, eine geringere Anzahl aber von orangeroten Kügelchen (Secrettröpfchen) angefüllt. In der Drüse entspringt jeder Ausführungsgang mit einer Anzahl dünner Aeste, die von einem cubischen Epithel ausgekleidet sind. Nach ihrem Austritt er-

halten sie einen dicken Muskelbelag, bestehend aus Längs- und Ringmuskeln. Die erstern sind in wenigen kleinen Bündeln angeordnet, die dicht unter dem Epithel liegen und dieses zu schwachen Längsfalten erheben. Die Ringmusculatur stellt ein Filzwerk dar.

Die Leber lässt die von BARFURTH (1883) unterschiedenen 3 Zellarten erkennen, nämlich Leber-, Kalk- und Fermentzellen. Die Leberzellen (Fig. 34 *le*) sind weitaus in der Mehrzahl vorhanden. Es sind hohe, cylindrische bis keulenförmige Gebilde, die an günstigen Stellen an der Basis einen kleinen, eiförmigen Kern erkennen lassen. Sie sind durch zahlreiche kleine, gelbe Secrettröpfchen ausgezeichnet, von denen immer mehrere in ein Bläschen eingeschlossen sind. Dieselben Zellen besitzen ausserdem noch viele runde Körnchen, wahrscheinlich auch Secrettröpfchen, die den ganzen Leib dieser Zellen anfüllen. Sie haben sich schwach gefärbt. BARFURTH erwähnt nichts von ihnen, sondern schreibt nur: „Das Protoplasma der Leberzellen ist leicht granulirt.“ PLATE sagt auch nichts davon. Ich muss deshalb annehmen, dass diese Tröpfchen den Leberzellen von *Paryphanta hochstetteri* eigenthümlich sind. Die Kalkzellen (*ka*) stehen an Zahl hinter den Leberzellen weit zurück. Auch ihre Gestalt ist eine andere, indem sie meist breit und niedrig sind. Sie sind von einer grossen Menge kleiner, glänzender Körnchen angefüllt, die jeden Falls den von BARFURTH beschriebenen phosphorsauren Kalkkörnchen entsprechen. Sie sind in Salzsäure löslich. Die von BARFURTH angegebene Methode zum Nachweise der Phosphorsäure habe ich nicht angewandt, da dazu mein spärliches Material nicht ausgereicht hätte. Die Körnchen werden von einem Schleim oder einer Membran rings umhüllt, die sich tief dunkel gefärbt hat. Zellkerne waren in Folge dessen nirgends zu entdecken. Eigenthümlicher Weise fanden sich die Kalkzellen nur bei einem einzigen, einem jungen Thier. Den andern Exemplaren, die ich untersuchte, fehlten sie. Noch seltener als Leber- und Kalkzellen sind die Fermentzellen (*f*). Diese sind durch gelblich braune Kugeln ausgezeichnet, von denen eine oder mehrere in runden bis ovalen Blasen liegen. Ueber die Verhältnisse der die Leber aufbauenden Zellen hat BARFURTH ausführlich berichtet. Mein Material ist nicht dazu geeignet, darüber weitere Aufklärung zu bringen.

Die Lebergänge beginnen im Innern der Drüse mit feinen Aesten. Diese sind von einem längs gefalteten Cylinderepithel ausgekleidet, das sich gegen die Zellen der Leber scharf absetzt. Ausserhalb der Leber sind die beiden Ausführungsgänge durch zahlreiche

Drüsenzellen ausgezeichnet, die in der Wandung liegen und zwischen den Epithelzellen in das Lumen einmünden. Wimperhaare waren mit Sicherheit nicht zu erkennen.

Bietet *Paryphanta hochstetteri* hinsichtlich ihres Verdauungsapparats Verhältnisse dar, die an die der Testacellen erinnern und auf eine Verwandtschaft schliessen lassen?

Ich glaube, diese Frage bejahen zu können.

Das Fehlen eines Kiefers bei den Testacellen, die mächtige Entwicklung des Schlundkopfes, Anordnung und Gestalt der Radulazähne deuten auf verwandtschaftliche Beziehungen hin. Diese scheinen zu den Testacellen näher als zu den Daudebardien zu sein, da bei letztern ein Kiefer, wenn auch nur schwach ausgebildet, noch vorhanden ist. In Bezug auf den innern Bau des Pharynx bietet *Paryphanta* Befunde, die vornehmlich an *Testacella fischeriana* und *T. bisulcata* (?) erinnern. Während bei den übrigen Testacellen nach PLATE der gesammte hintere Theil des Pharynx ein leeres Rohr darstellt, liegen bei den eben angeführten Species die Odontoblasten im blinden Ende der Radulascheide, eine Lage, die auch für *Paryphanta hochstetteri* charakteristisch ist. Die Radulascheide ist nicht als schmaler Wulst von aussen sichtbar, was aber kaum von Bedeutung sein dürfte.

Erheblich verschieden verhält sich der Oesophagus. Dieser ist, wie ich oben gezeigt habe, bei *Paryphanta* ein langes Rohr, das erst nach weitem Verlauf in den Magen übergeht. Bei *Daudebardia* und *Testacella* ist er kurz und erweitert sich gleich hinter seinem Ursprung zum Magen. Eine Erklärung dieses Umstandes ist leicht gegeben: er findet seine natürliche Begründung in der Ausbildung der Schale. Bei *Paryphanta hochstetteri* ist diese wohl entwickelt und zur Aufnahme der wichtigsten innern Organe geeignet und bestimmt, wie es bei Pulmonaten mit relativ grossen Gehäusen ziemlich allgemein der Fall sein dürfte. Bei den Daudebardien und Testacellen ist die Schale rudimentär. Die meisten innern Organe sind in den Vorderkörper verlagert worden. Daran haben sich auch Magen und Oesophagus betheiligt. Letzterer hat sich dabei mehr und mehr verkürzt.

Auch die Unterschiede, die der übrige Verdauungsapparat zeigt, sind zum grössten Theil mehr oder weniger auf die Ausbildung der Schale zurückzuführen.

Jeden Falls sind die Uebereinstimmungen, die *Paryphanta hochstetteri* einerseits und *Testacella* andererseits aufzuweisen haben, wichtig und evident und dürften durch die bestehenden Unterschiede nicht allzu sehr beeinflusst werden. Dass verwandtschaftliche Beziehungen

bestehen, kann wohl nicht geleugnet werden. Es erscheint gerechtfertigt, dass Autoren wie FISCHER u. a. auf Grund der Verhältnisse von Kiefer und Radula *Paryphanta* zu den Testacellen gestellt haben.

4. Der Geschlechtsapparat.

Es stand mir nur ein einziges geschlechtsreifes Thier zur Verfügung. Daher musste ich mich bei der Untersuchung des Genitalapparats hinsichtlich seiner Anatomie und Histologie wesentlich auf dieses beschränken. Nur in einzelnen Punkten habe ich die jungen Exemplare herangezogen.

Die Zwitterdrüse (Fig. 35 *gh*) liegt in die hintere Leberportion eingebettet. Ihr Zusammenhang mit dem Zwittergang ging mir leider bei der Präparation verloren, da sie mit der Leber die gelblich braune Farbe vollkommen gemein hat, diese Theile ausserdem aus leicht verständlichen Gründen am schlechtesten conservirt waren. Ich musste daher zu Schnittpräparaten meine Zuflucht nehmen. Auf ihnen fand ich zahlreiche, äusserst feine Canäle, die theils innerhalb der Leber, theils an deren Oberfläche lagen. Ferner waren noch andere Partien vorhanden mit Eizellen und Spermatozoen. An etlichen Stellen konnte ich den Zusammenhang zwischen diesen Theilen und den Canälen nachweisen. Daraus dürfen wir wohl schliessen, dass erstere die productiven Follikel der Zwitterdrüse, die Canäle deren Ausführungsgänge vorstellen. Weiter liess sich jedoch nichts entscheiden. Spätere Untersuchungen werden die Lücke noch auszufüllen haben.

Der Zwittergang beginnt mit 2 feinen Aesten (*dh'*), woraus wohl mit einiger Bestimmtheit zu schliessen ist, dass die Zwitterdrüse in 2 Portionen gesondert ist. Die beiden Anfangsäste des Zwittergangs vereinigen sich bald zu einem zwischen Mitteldarm und Magen, dorsal von diesem, gelegenen, schwach gewundenen Canal (*dh*). Dieser nimmt langsam an Dicke zu und dringt in die birnförmige Eiweissdrüse (*alb*) ein, deren Ausführungsgang dort in ihn einmündet. Die Fortsetzung des Zwittergangs ist der in seinem allerersten Abschnitt rundliche (*spov'*), in seinem ganzen übrigen Theil breite und dorsoventral abgeplattete Spermoviduct (Fig. 8—10 und 35 *spov*). In diesem abgeplatteten Theil ist er auf der Unterseite mit zahlreichen Querfurchen versehen. Er erreicht annähernd eine Länge von 7 cm und spaltet sich an seinem vordern Ende in zwei Canäle, den Oviduct (Fig. 8, 9 und 35 *ov*) und das Vas deferens (Fig. 8, 9 und 35 *def*). Der Oviduct ist ein musculöser und sich allmählich verjüngender Schlauch. Er setzt sich in die Vagina (Fig. 35 *vag*) fort. Die Vagina trägt einen

an dem einen Ende blind geschlossenen Anhang (*b. cop.*), über dessen Deutung ich im Zweifel geblieben bin. Für ein *Receptaculum seminis* hat er eine ungewöhnliche Gestalt. Er ist nämlich ein kurzer, nach seinem blinden Ende zu sich etwas verjüngender Sack mit dicker, musculöser Wandung. Dieser Gestalt nach entspräche er eher einer *Bursa copulatrix*. Doch ist bei verwandten Formen keine solche vorhanden, wohl aber bei allen ein *Receptaculum seminis*. Inhalt war nicht zu finden, wohl weil das Thier unbegattet gewesen sein dürfte. Ich werde unten noch einmal auf diesen Vaginaanhang zurückzukommen haben.

Das *Vas deferens* ist in seinem ersten Abschnitt (*def*) ein stark gewundener Schlauch. Dieser liegt ventral und etwas rechts vom Oviduct und zieht zunächst nach vorn gegen die Geschlechtsöffnung (*go*) hin, mündet aber nicht in sie ein, sondern biegt dicht hinter ihr nach links um und wendet sich dem Penis (*pen*) zu. Anfangs läuft er frei neben diesem her. Doch schon nach einer kurzen Strecke schmiegt er sich ihm dicht an und dringt allmählich in seine Musculatur ein. Auf diesem Wege (*def'*) ist er weit zu verfolgen, fast bis zu seiner Einmündung in das Penislumen. Diese liegt etwa 2—3 cm vor dem hintern Ende des Penis.

Der Penis ist ein langer, für seine Länge recht dünner, cylindrischer Schlauch. Er vereinigt sich dicht hinter der Geschlechtsöffnung mit der Vagina. An seiner schiefergraublauen Farbe ist er sofort zu erkennen und unterscheidet sich hierin erheblich von dem übrigen Geschlechtsapparat, der gelblich weiss gefärbt ist. Davon macht nur noch die Zwitterdrüse (s. o.) und der dem Penis anliegende Theil des *Vas deferens* eine Ausnahme, indem nämlich dessen Farbe fast schwarz ist. Deshalb lässt er sich auch, wie ich vorhin bemerkte, so weit verfolgen. Er ist als feiner, dunkler Faden durch die Peniswandung hindurch deutlich sichtbar. Der Verlauf des Penis ist äusserst einfach. Von seiner Einmündungsstelle in die Vagina wendet er sich nach links und zieht durch die von den beiden rechten Fühlerretractoren gebildete Schlinge. Bei dem ausgewachsenen Exemplar läuft er auf der linken Körperseite längs des Oesophagus und der Pharynxretractoren (vgl. Fig. 9 *pen*) hin. Bei den jungen Thieren mit annähernd normaler Lagerung der innern Organe, d. h. ohne vorgestülpten Schlundkopf, liegt er rechts vom Pharynx. An das blinde Ende des Penis setzt sich dessen Retractor (Fig. 35 *musc. retr. pen.*) an. Er ist dorsoventral abgeplattet und von gelblicher Farbe. Dadurch erscheint er deutlich

vom Penis abgesetzt. Er ist am hintern Ende der Leibeshöhle, etwas rechts von der Mediane, an den Lungenboden angeheftet.

Bei den jungen Thieren sind alle Theile des Geschlechtsapparats bereits entwickelt, mit Ausnahme der productiven Theile der Zwitterdrüse und des Uterusdivertikels (s. u.).

An diese topographische Beschreibung will ich die Histologie der einzelnen Theile des Genitalapparats knüpfen und dabei wieder mit der Zwitterdrüse beginnen.

Ein Schnitt durch den productiven Theil der Zwitterdrüse giebt uns ein Bild, wie ich es in Fig. 36 wiedergegeben habe. Die Eizellen (o und Fig. 37) sind für Pulmonateneier von ausserordentlich geringer Grösse. Sie beträgt im Durchschnitt etwa 0,14 mm. Diese Thatsache deutet darauf hin, dass die Eier von der Reife noch ein gut Theil entfernt sind. Da ich andere Individuen nicht zum Vergleich heranziehen konnte, so lässt sich darüber allerdings nichts Bestimmtes aussagen. Die Dottermasse hat sich mit Hämatoxylin intensiv gefärbt, so dass sich die Eier scharf von ihrer Umgebung abheben. Eine Folge dieser dunklen Färbung ist, dass Keimbläschen und Keimfleck nur zum Theil gut zu erkennen sind. Die Zahl der Eier ist eine verhältnissmässig geringe, im Gegensatz zu den Spermatozoen, die in grosser Menge vorhanden sind.

Die Spermatozoen (Fig. 36 sp) bestehen aus einem zierlichen, schwach gekrümmten Stäbchen, dem Köpfchen, und einem langen Schwanz. Das Verhältniss der Dicke der Köpfchen zu deren Länge beträgt annähernd 1 : 5. Die Köpfchen sind der Follikelwandung zugekehrt und in sie eingebettet. Während demnach die Spermatozoen zum Theil schon wohl ausgebildet sind, scheinen die Eizellen, wie wir gesehen haben, noch auf einer frühern Entwicklungsstufe zu stehen. *Paryphanta hochstetteri* dürfte daher protandrisch sein.

Neben den fertig ausgebildeten Spermatozoen, die zu Bündeln gruppirt sind, treten in grosser Menge Bildungsstadien solcher (sp') auf. Diese nehmen weitaus den meisten Raum ein, indem sie fast das ganze Lumen des Follikels ausfüllen. Auf nähere Untersuchungen in dieser Richtung habe ich mich nicht eingelassen.

Die Follikelwandung stellt eine fein gekörnelte Plasmazone dar, die eine Anzahl Kerne beherbergt (ncy).

Die productiven Theile der Zwitterdrüse setzen sich in feine Ausführungscanäle fort, deren histologischer Aufbau nur schwer zu erkennen ist. Doch glaube ich mit Sicherheit für sie die in Fig. 38 dargestellten Verhältnisse als richtig annehmen zu dürfen. Ihre

Wandung setzt sich aus 3 Schichten zusammen: einem innern Epithel mit grossen, runden Kernen (*int*), einer Muskellage (*musc*), die aus einer innern Längs- und einer äussern Ringmuskelschicht besteht, und endlich, zu äusserst, aus einem Belage grosser, heller Zellen (*adv*) mit je einem runden Kern, also einer Intima, einer Muscularis und einer Adventitia.

Der Zwittergang (Fig. 39, 41 u. 42 *dh*) ist ein längs gefalteter und von einem hohen Cylinderepithel ausgekleideter Canal (Fig. 41 u. 42 *ep. dh*), dessen Wandung aus Ringmuskelfasern besteht. Sein Lumen ist zum Theil prall mit Spermatozoen angefüllt (Fig. 41). Wimperhaare sind nur dicht vor seinem Uebergang in den Spermooviduct, hier aber sehr deutlich, wahrzunehmen (Fig. 41 u. 42). Unmittelbar vor dieser Stelle nimmt er, wie oben bereits erwähnt, die Eiweissdrüse auf.

Diese setzt sich aus einem System von vielfach verästelten Drüenschläuchen zusammen, die mit feinen Aestchen beginnen und sich zu einem Ausführungsgang vereinen. Jede Drüsenzelle (*dr. alb*) hat die Form eines Kegels, dessen etwas abgerundete Spitze dem Lumen zugekehrt ist, und an dessen Basis ein relativ kleiner, runder Kern liegt. Ihr Leib zeigt netzartige Structur. In den Maschen liegen die sich mit Hämatoxylin kaum färbenden Secrettröpfchen. Die Drüenschläuche werden von weiten Sinussen (*sin*) umhüllt, die ein feines Gerinnsel (Blutflüssigkeit?) enthalten.

Der Ausführungsgang der Eiweissdrüse ist von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet (Fig. 41 *ep. alb*). Die Zellen enthalten schmale Kerne und sind mit langen und starken Wimperhaaren bedeckt. Zwischen sie eingelagert finden sich an ihrer Basis ausserdem noch kleinere Zellen mit runden Kernen. Sie dürften vielleicht als Ersatzzellen aufgefasst werden.

Der Spermooviduct zeigt schon äusserlich, wie ich oben auseinandersetzte, zwei Abschnitte, einen runden, der die unmittelbare Fortsetzung des Zwittergangs bildet, und einen daran sich anschliessenden, dorsoventral abgeplatteten. Auch in ihrem innern Aufbau weisen diese beiden Theile erhebliche Verschiedenheiten auf. Ich will mit dem 2. Abschnitt beginnen.

Der Spermooviduct ist in dieser Region in der typischen Weise in zwei Rinnen differenzirt. Sie dienen den männlichen und weiblichen Geschlechtsproducten als Leitungswege und mögen daher, im Anschluss an PLATE, als Samengang und Uterus bezeichnet werden. Querschnitte durch jene Theile (Fig. 43 u. 44) lassen das wohl erkennen.

Der Uterus (*ut*) ist von einem mässig hohen Epithel (Fig. 40 *ep.ut*) ausgekleidet. Seine Wandung trägt einen dicken Ueberzug von Schleimdrüsen (Fig. 43 u. 44 *dr.ut*). Diese stellen sich als einzellige Drüsen dar. Immer eine bestimmte, aber sehr geringe Anzahl (4—5) ist zu Nestern vereinigt (Fig. 40), doch mündet jede Drüsenzelle getrennt für sich aus. Mit Hämatoxylin färben sich die einen stark dunkel; bei ihnen sind die Ausführungsgänge besonders gut zu sehen. Die andern bleiben bedeutend heller. Wahrscheinlich sind die erstern mit Secret angefüllt, das den Farbstoff so intensiv aufgenommen hat, während die übrigen ihr Secret in das Lumen des Uterus entleert und noch nicht wieder frisch gebildet haben. Je mehr wir uns dem Ende des Spermoviducts nähern, um so geringer werden die Uterusdrüsen in Bezug auf Grösse und Zahl. Zuletzt verschwinden sie sogar auf der dorsalen Seite vollständig (s. Fig. 44).

Der Uterus hat ein kurzes, weites Divertikel (Fig. 43 *div.ut*), dessen blindes Ende der Eiweissdrüse zugekehrt ist. Es hat den gleichen histologischen Bau wie jener selbst und liegt ungefähr an der in Fig. 35 mit * bezeichneten Stelle. Auf seine Anwesenheit wurde ich erst durch eine Serie von Querschnitten aufmerksam. Ich möchte ihm keine besondere Bedeutung beimessen. Bei den jungen Individuen ist es nicht vorhanden.

Der Samengang (Fig. 43 u. 44 *sg*) hebt sich deutlich von dem Uterus ab, sowohl durch eine ziemlich hohe Falte, die sein kleines Lumen von dem weiten des Uterus trennt, als auch durch die Beschaffenheit seines Epithels (Fig. 51 *ep.sg*), das bedeutend höher als das des Uterus ist. Ganz anders verhalten sich auch seine Drüsen, die sog. Prostataadrüsen. Es sind zusammengesetzte Drüsen, deren verästelte Schläuche dem Spermoviduct polsterartig auflagern (vgl. Fig. 43 u. 44 *dr.sg*). Die Drüsen bestehen aus zweierlei Zellen, verschieden hinsichtlich ihrer Gestalt und der der Kerne. Die einen (Fig. 51 *dr.sg'*) bilden den Hauptbestand der Schläuche. Es sind hohe, cylindrische Gebilde mit je einem grossen, runden Kern an der Basis. Die andern (*dr.sg''*) sind bedeutend kleiner, sitzen zwischen den erstern, dem Lumen zugekehrt, und haben kleine, ovale Kerne.

Erstere sind offenbar die in Thätigkeit begriffenen, d. h. die secernirenden Drüsenzellen, während die kleinern entweder Reservezellen oder bereits verbrauchte Zellen darstellen dürften, die vielleicht mit der Zeit abgestossen werden.

Viele Drüsenschläuche zusammen besitzen gemeinsame Ausführungsgänge. Diese (Fig. 51 *) sind von einem niedern Epithel

(*ep. gg*) ausgekleidet. Die Höhe der einzelnen Epithelzellen ist etwas kleiner als deren Breite. Die Ausführungsgänge scheinen mit zarten Wimpern bekleidet zu sein. Wenigstens konnte ich an einer Stelle, an dem untersten der in Fig. 51 gezeichneten Ausführungsgänge, solche entdecken. Dieselben dehnten sich auch auf die Wand des in ihn einmündenden Drüsenschlauchs eine kurze Strecke aus. Weiter im Innern und auch sonst an andern Stellen waren sie jedoch nicht mehr wahrzunehmen.

Die ganze Drüsenmasse des Samengangs ist in ein Bindegewebsnetz (*bi*) eingelagert. Es lässt sich in den Hohlräumen zwischen den Schläuchen deutlich erkennen, tritt aber auch da, wo diese dicht an einander lagern, als dunkle Contouren hervor. Die Prostata-drüsen nehmen in dem Maasse an Mächtigkeit zu, als sich der Samengang seinem Uebergang in das Vas deferens nähert. Sie verhalten sich in diesem Punkt also gerade umgekehrt wie die Drüsen des Uterus.

Zeigt demnach der Spermoviduct in dem weitaus grössten Theil seines Verlaufs eine wohl ausgebildete Differenzirung in Uterus und Samengang, so scheint eine solche Sonderung in seinem ersten Abschnitt nicht vorhanden zu sein. Ich sage „scheint“, denn ich wage nicht, diese Angabe als zweifellos richtig hinzustellen. Es kam mir bei meinen Untersuchungen vor allem darauf an, von der Einmündung der Eiweissdrüse in den Zwittergang und von dessen Uebergang in den Spermoviduct eine möglichst klare Vorstellung zu gewinnen. Dazu hatte ich Längsschnitte gewählt. Diese aber waren natürlich nicht in dem Grade wie Querschnitte geeignet, die fraglichen Verhältnisse des Spermoviducts klarzustellen. Immerhin liess sich Folgendes nachweisen.

Der Anfangstheil des Spermoviducts weicht ganz erheblich von dem übrigen ab, und zwar hinsichtlich des ihn auskleidenden Epithels sowohl wie seiner Drüsen.

Das Epithel (Fig. 42 *ep. spov'*) setzt sich deutlich gegen das des Zwittergangs einerseits und das des übrigen Spermoviducts andererseits ab. Auffallend ist die dunkle Farbe, die das Protoplasma der einzelnen Cylinderzellen mit Hämatoxylin angenommen hat und die der Drüsen fast gleicht. Die Kerne sind lang und schmal und machen einen eigenthümlichen, gequetschten Eindruck.

Die Drüsen (Fig. 41 u. 42 *dr. spov'*) sind, wie die des Uterus, einzellig und zu Complexen vereinigt, sind aber sehr viel kleiner. Ihr Protoplasma ist grob gekörnelt. Jede Zelle birgt einen kleinen, runden Kern. Ausführungsgänge liessen sich leider nicht auffinden.

Der Oviduct (Fig. 45 *ov*) ist stark längs gefaltet und lässt dadurch eine bei dem Durchtritt der Eier vielleicht erforderliche Ausdehnung zu. Das Epithel setzt sich aus mässig hohen Cylinderzellen zusammen. Die Wandung besteht vorzüglich aus Ringmuskelfasern. Diese werden von Längsmuskelbündeln durchsetzt. Zu innerst liegt eine Ringmuskelschicht.

Der als Bursa copulatrix oder als Receptaculum aufzufassende Vaginaanhang (*b. cop*) ist ein dickwandiger, aus Ringmusculatur bestehender Sack. Sein Lumen ist von sehr hohen, fast stabförmigen Cylinderzellen ausgekleidet.

Ich will, um nicht später wiederholen zu müssen, die PLATE'schen Befunde über das Receptaculum seminis von *Daudebardia rufa* gleich anreihen. PLATE schreibt: „Das Receptaculum seminis ist durch den Mangel von Flimmercilien ausgezeichnet. Das Epithel ist sehr hoch, schmal cylindrisch und wird von einer dünnen Muskelhülle umgeben. Die Kerne des Epithels liegen in ungleicher Höhe.“ Vergleichen wir beide Ergebnisse mit einander, so zeigt sich Folgendes: Beiden fehlen Cilien; beide sind von einem sehr hohen Cylinderepithel ausgekleidet. Nur die Dicke der Wandungen ist verschieden. Bei beiden bestehen diese aber aus Ringmusculatur.

Die Vagina (Fig. 48) ist nach ihrem histologischen Bau nichts als eine Fortsetzung des Oviducts, mit dem sie wesentlich übereinstimmt. Nur ihre grössere Stärke unterscheidet sie von diesem.

Der freie Theil des Vas deferens (Fig. 46 *def*) zeichnet sich durch eine mächtige Entwicklung der die Wandung aufbauenden Ringmusculatur aus. Ihr gegenüber erscheint das Lumen sehr eng. Das Epithel besteht aus mässig hohen Cylinderzellen mit runden Kernen an der Basis.

Wesentlich anders verhält sich der dem Penis angeschmiegte Abschnitt (Fig. 47 *def*). Das Epithel ist hier höher, die Kerne sind oval geworden, und die Ringmusculatur ist bedeutend schwächer entwickelt. Vor allem aber fallen Pigmentzellen auf. Diese sind in reichlicher Anzahl vorhanden und rufen die dunkle Färbung dieses Vas deferens-Abschnittes hervor.

Die Wandung des Penis (Fig. 49) besteht, wie bei Oviduct und Vagina, aus Ringmuskelschichten, die von Bündeln von Längsmuskelfasern durchsetzt sind. Zu innerst liegt auch hier eine Ringmuskelschicht. Die Innenwand des Penis ist von zahlreichen, dicht neben einander liegenden, hohen und unregelmässigen Papillen besetzt, von denen auf Querschnitten hin und wieder abgeschnittene Zipfel im

Lumen liegen. Das Epithel (Fig. 50) besteht aus Cylinderzellen. Dieselben erscheinen jedoch sowohl unter sich als auch gegen das darunter liegende Bindegewebe nicht scharf abgegrenzt. Zahlreiche Pigmentzellen in der Wand bedingen die charakteristische Farbe des Penis.

Anhangsdrüsen, mit Ausnahme der Eiweissdrüse, fehlen dem Geschlechtsapparat von *Paryphanta hochstetteri* vollständig, und auch zur Entwicklung von Drüsen in den Wandungen von Vagina, Bursa copulatrix, bzw. Receptaculum seminis, und Penis ist es nicht gekommen.

Sämmtliche Theile des Geschlechtsapparats werden von einer grössern oder geringern Menge von Blutgefässen durchzogen. Reich an solchen ist beispielsweise der Penis.

Wie liegen in Bezug auf den Geschlechtsapparat die Verhältnisse bei *Dauebardia* und *Testacella*?

Bei diesen liegt die Zwitterdrüse zwischen Fuss und Leber, wie es bei Gattungen mit fehlendem oder rudimentärem Eingeweidebruchsack der Fall ist. Bei *Paryphanta hochstetteri* ist die Schale wohl ausgebildet. In ihr liegt die Leber und in dieser die Zwitterdrüse. Diese hat also ihre typische Lage beibehalten. Der Unterschied in der Lagerung der Zwitterdrüse dürfte also wohl auf die verschiedene Ausbildung der Schalen zurückzuführen sein.

Der Zwittergang von *Dauebardia* und *Testacella* besitzt eine Vesicula seminalis, die nach PLATE den Thieren wahrscheinlich eine Selbstbefruchtung gestattet. Der Zwittergang von *Paryphanta hochstetteri* besitzt keine Vesicula seminalis. Ob dies aber als ein wesentlicher und durchgreifender Unterschied aufzufassen ist, möchte ich bezweifeln.

Testacella und *Dauebardia* besitzen ein Receptaculum seminis, das in Stiel und Blase differenzirt ist. *Paryphanta hochstetteri* hat gleichfalls einen Vaginaanhang, der diese Sonderung aber nicht zeigt, sich ausserdem, wie ich oben dargelegt habe, durch die kräftige Wandungsmusculatur unterscheidet. Sein histologischer Aufbau ist übrigens der gleiche wie z. B. bei *Dauebardia rufa*. Das spricht dafür, dass Receptaculum seminis und Bursa copulatrix morphologisch gleichartige Organe sind.

Der Geschlechtsapparat von *Dauebardia*, *Testacella* und *Paryphanta hochstetteri* besitzt keine Anhangsdrüsen, mit Ausnahme der Eiweissdrüse, was auf verwandtschaftliche Beziehungen schliessen lässt.

Den beiden Species *Testacella fischeriana* und *T. bisulcata* fehlen die Drüsen in den Wandungen der Vagina und des Penis, welche Eigenschaft sie mit *Paryphanta hochstetteri* theilen.

Ein Flagellum fehlt überall.

Die Eiweissdrüse mündet bei *Paryphanta hochstetteri* in den Zwittergang, bei den Daubebardien und Testacellen nach PLATE in den Spermooviduct. Ist diese Angabe PLATE's richtig, so dürfte der daraus entstandene Unterschied wohl kaum von Bedeutung sein.

Meines Erachtens wird durch die geringfügigen Unterschiede im Genitalapparat den verwandtschaftlichen Beziehungen von *Paryphanta hochstetteri* zu *Testacella* nicht Abbruch gethan.

5. Lunge, Herz und Niere.

In Rücksicht auf die Beziehungen, die Lunge, Herz und Niere zu einander aufweisen, erscheint es am einfachsten, diese drei Organe im Zusammenhang zu erledigen.

Die Lunge steht mit der Aussenwelt durch die Lungenöffnung (vgl. oben) in Verbindung. Sie ist ein mässig weiter, dünnwandiger und vor allem sehr tiefer Sack. Dieser nimmt ungefähr zwei Drittel der Länge der ganzen letzten Windung ein, so dass sein hinteres Ende auf die rechte Körperseite, dicht hinter die Eiweissdrüse zu liegen kommt (vgl. Fig. 10). Ein eigentliches Lungengewebe ist nicht vorhanden; die die Lungenwandung durchziehenden Gefässe sind nur spärlich zur Entwicklung gekommen und treten kaum aus ihrer Umgebung hervor. Frei von Gefässen ist der Lungenboden, das Diaphragma der ältern Autoren.

Die Lungenhöhle wird von einem niedrigen Epithel ausgekleidet, das überall den gleichen Charakter bewahrt. Nur da, wo es den Enddarm überzieht, ist es höher und zu einem Cylinderepithel geworden. Wimperhaare waren nirgends mehr zu finden, vielleicht eine Folge der ungenügenden Conservirung. In diesen Punkten würde demnach *Paryphanta hochstetteri* von den von PLATE für die Testacellen gemachten Angaben abweichen.

Ueber die Harnrinne vergleiche unten.

Im hintersten Winkel der Lungenhöhle liegen Herz und Niere, beide unter dem Lungenboden.

Das Herz liegt medianwärts von der Niere. Es besteht aus Vorhof und Kammer, die von dem Pericardium eingehüllt werden.

Das Pericardium (Fig. 52 *per*) ist ein ovaler, dünnwandiger Sack. Vorhof und Kammer lassen durch ihn hindurch ihre Umrisse wohl erkennen. Seine Längsaxe bildet mit der des Thieres einen Winkel von annähernd 20°, der nach vorn offen ist. Es steht mit dem Lumen der Niere durch den Renopericardialcanal in Verbindung.

Dessen Einmündungsstelle in den Herzbeutel liegt in gleicher Höhe mit dem Uebergang vom Vorhof in die Kammer (Fig. 53 *).

Der Vorhof liegt, von der Lungenöffnung aus gerechnet, vor der Kammer. Er ist ein zartwandiger, spongiös erscheinender Sack (Fig. 52 *atr*). Er hat ungefähr die Gestalt eines Kegels, dessen Spitze etwas abgerundet ist und der mit seiner Basis der Kammer anliegt.

Dieselbe Fig. 52 zeigt uns ferner die gedrungene, halbkugelförmige Gestalt der musculösen Kammer (*ventr*), sowie überhaupt die Lagerungsbeziehungen von Herz und Niere.

Den Verlauf der Gefässe habe ich nicht eingehender studirt. Ich kann daher nur Folgendes darüber aussagen.

Die Gefässe der Lunge vereinigen sich zu einem einheitlichen Stamm (Fig. 52 *st*). Dieser zieht dicht an der Harnblase (*hb*), vgl. unten, vorbei zum Vorhof. Der Vorhof befördert das Blut in die Kammer und diese in den Körper. Die Aorta spaltet sich kurz hinter ihrem Ursprung in zwei Aeste. Der eine, kürzere, die Aorta posterior, tritt zur hintern Leberpartie und zur Zwitterdrüse. Der andere, längere, die Aorta anterior, versorgt die übrigen Organe. Beide laufen in ihrem Anfangstheil eine kurze Strecke neben einander her. Bald aber wendet sich die Aorta anterior, zieht dem Spermoviduct, dem Oesophagus und dem Pharynx entlang nach vorn und tritt durch den von der untern Schlundcommissur (vgl. unten) gebildeten Ring. Auf ihrem Wege giebt sie zahlreiche Seitenzweige ab.

Die Niere (*re*) liegt dem Herzen dicht angeschmiegt. Sie ist lang gestreckt, schmal und vorn etwas abgestumpft. Nach hinten zu verbreitert sie sich mässig und läuft in zwei Zipfel aus. An der Hand der Fig. 52 ist ihre Gestalt zur Genüge ersichtlich. Wir können an der Niere eine Nierenspitze (*nsp*) und eine Nierenbasis (*nb*), sowie einen Darmnieren- (*dn*) und einen Spindelnierenrand (*spn*) unterscheiden. Diese Ausdrücke sind von SEMPER (1894) eingeführt und bezeichnend. Die Nierenspitze ist nach vorn, die Nierenbasis nach hinten gerichtet. Der Darmnierenrand entspricht der convexen Aussenseite und der Spindelnierenrand der dem Herzbeutel anliegenden concaven Innenseite.

Nach SEMPER lässt die Niere der Pulmonaten 3 Abschnitte erkennen:

- 1) das Nierenparenchym mit seiner Höhlung, dem Nierensack;
- 2) die Nierenspritze (BERGH) oder den Renopericardialcanal;
- 3) den Harnleiter.

Ich will in dieser Reihenfolge die Befunde, die uns die Niere von *Paryphanta hochstetteri* liefert, wiedergeben.

Die Niere als solche, das Nierenparenchym mit seiner Höhlung, dem Nierensack, ist ein geräumiger, stark gefalteter Sack. Die Falten sind nach innen gerichtet und auf allen Seiten gleich stark entwickelt (Fig. 53). Auf Schnitten lassen sie sich weit hin verfolgen. Sie sind unter einander durch Seitenzweige verwachsen und stellen so ein Maschen- oder Wabenwerk dar. Sie sind von hohen, cylindrischen Zellen bekleidet, die nach dem Lumen zu mässig geschwollen erscheinen und an der Basis kleine, ovale Kerne (Fig. 54 *k*) besitzen. Ihr Protoplasma hat sich mit Hämatoxylin nur ganz schwach gefärbt. Die meisten Zellen bergen die bekannten Concremente (*co*), von denen ich einige in Fig. 55 abgebildet habe. Dieselben sind rund bis oval und von verschiedener Grösse. Mit Hämatoxylin färben sie sich nur wenig, die einzelnen Zonen aber, die die meisten unterscheiden lassen, verschieden. Die kleinsten Concremente sind von homogener Beschaffenheit. Sie sind relativ spärlich vorhanden.

Der Renopericardialcanal läuft mit der Längsaxe des Herzbeutels annähernd parallel. Er ist mit stark längs gefalteten Wandungen versehen und von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet. Das Protoplasma der einzelnen Zellen hat mit Hämatoxylin eine tief dunkle Färbung angenommen, die ihn aus seiner Umgebung deutlich hervortreten lässt. Wimperhaare liessen sich nicht nachweisen. Der Renopericardialcanal mündet, wie ich oben bereits dargethan, in den Herzbeutel und zwar in gleicher Höhe mit dem Uebergang vom Vorhof in die Kammer. Seine Einmündungsstelle in die Niere (Fig 56 †) liegt weit in deren Lumen.

Der Harnleiter nimmt seinen Ursprung an der Nierenspitze, rechts von der Vorkammer. Er beginnt mit einer sackförmigen, faltigen Erweiterung, der sog. Harnblase (Fig. 52 *hb*). Diese ist mit dem Lumen der Niere durch einen engen Canal verbunden, dessen Wand aus Harnleiterepithel besteht (vgl. unten). Er liegt an der Nierenspitze. Seine Einmündung in die Harnblase ist in Fig. 57 mit *, diejenige in das Nierenlumen mit † bezeichnet. Die Harnblase geht ohne Grenze in den eigentlichen Ureter über. Dieser (Fig. 52 *ur*) läuft dem Darmnierenrand entlang und öffnet sich in den Grund der Mantelhöhle (*uro*). Es ist also bei *Paryphanta hochstetteri* nur zur Ausbildung eines primären Ureters gekommen.

PLATE unterscheidet für die Lungenschnecken 6 Stadien in der Ausmündung der Niere. *Paryphanta hochstetteri* müsste nach ihrem

Verhalten dem 3. Stadium einzureihen sein. Dieses charakterisiert PLATE folgendermaassen: „Der primäre Ureter läuft neben der Niere nach hinten und öffnet sich im Grunde der Lungenhöhle, ohne secundären Ureter“, und giebt als Vertreter *Testacella*, *Helix incarnata*, *strigella*, *lapicida* etc. an.

An Stelle eines secundären Ureters finden wir bei *Paryphanta hochstetteri*, wie bei *Testacella* etc., eine an der Ureteröffnung beginnende und links neben dem Enddarm hinziehende Furche (Fig. 5 hf). Sie ist als eine Differenzirung der Lungenwandung aufzufassen und wird von einem Cylinderepithel ausgekleidet. Dasselbe geht einerseits in das niedere, andererseits in das den Enddarm überziehende, cylindrische Lungenepithel (vgl. oben) über. Wimpern fehlten.

In Bezug auf seine histologische Structur weist der Harnleiter die Verhältnisse auf, die für SEMPER's „einfachen Harnleiter“ charakteristisch sind. Das Epithel seiner glatten Innenfläche ist ein einfaches Cylinderepithel (Fig. 57 ep.ur). Bei unserer Species weicht es in so fern ab, als es keine Spur von Wimperhaaren erkennen lässt. Ob dieser Mangel als eine Folge der Conservirung zu betrachten ist, oder ob die Wimpern auch im Leben fehlen, muss ich dahingestellt sein lassen. Die Harnblase und der Canal, der diese mit dem Nierenlumen verbindet (vgl. oben), werden von dem gleichen Epithel ausgekleidet.

Ein Vergleich mit *Testacella* lehrt uns, dass *Paryphanta hochstetteri* mit dieser Gattung in zwei Punkten übereinstimmt, nämlich in der Lage des Renopericardialcanals und in dem Mangel eines secundären Ureters.

Andererseits weichen *Testacella* und *Daudebardia* in 4 Punkten vornehmlich von *Paryphanta hochstetteri* ab. Sie unterscheiden sich von dieser durch ihre ausgesprochene Opisthopneumonie, die Inversion des Harnapparats, die rechtsseitige Lage des Herzens zur Niere und die Lage von Herz und Niere am Lungendach. Es lässt sich leicht zeigen, dass dies alles Besonderheiten von *Daudebardia* und *Testacella* sind, die hervorgerufen wurden durch die Verkümmernng und durch eine Verlagerung der Schale, wie es PLATE sich ja auch denkt, wenn er schreibt: „Die Opisthopneumonie und die Inversion des Harnapparats der Testacellen sind entstanden durch die Verschiebung der Schale und Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers. Die rechtsseitige Lage des Herzens zur Niere ist veranlasst worden durch die Ausbildung eines auf der rechten Körperseite besonders ausgedehnten Luftsackes der Mantelhöhle.“

Dass bei den Testacellen Herz und Niere mehr oder weniger

bruchsackartig vom Lungendach in die Lungenhöhle herabhängen, kann meines Erachtens wohl als eine Folge der Opisthopneumonie und der Inversion des Harnapparats angesehen werden.

Was PLATE bei seiner Theorie etwas zu wenig betont haben dürfte, ist das Rudimentärwerden der Schale. Er legt das Hauptgewicht auf das Verschieben derselben an das Hinterende des Körpers und betrachtet dies als eine Folge der veränderten Lebensgewohnheiten, mithin als Anpassungserscheinung. Mit der Verschiebung nach hinten allein brauchte jedoch weder eine Opisthopneumonie noch eine Inversion des Harnapparats zu entstehen. Einen Beweis dafür liefern die Heteropoden *Carinaria*, *Pterotrachea* etc. Ward dagegen durch eine Verkümmern der Schale ein Theil der ursprünglich von dieser umschlossenen Organe herausgedrängt, so konnte damit recht wohl eine Verlagerung aller oder gewisser Organe verknüpft sein, wie es bei *Daudebardia* und *Testacella* der Fall war.

Bei *Paryphanta hochstetteri* ist die Schale nicht rudimentär. Wir finden daher bei ihr die primitive Lagerung von Herz und Niere, wie es bei Pulmonaten mit wohl entwickelter Schale wohl allgemein der Fall sein dürfte.

Mithin sind die Unterschiede, die die Testacellen und *Paryphanta hochstetteri* scheinbar trennen, nur als eine Folge der verschiedenen Ausbildung der Schalen anzusehen. Die Lagerung des Renopericardialcanals und der Mangel eines secundären Ureters beweisen uns dagegen, dass *Paryphanta hochstetteri* in Bezug auf Herz und Niere mit *Testacella* jeden Falls verwandtschaftliche Beziehungen haben muss. Diese sind zweifellos nähere als diejenigen zu *Daudebardia*, wo es bereits zur Entwicklung eines secundären Ureters gekommen ist.

6. Das Nervensystem.

Das Centralnervensystem von *Paryphanta hochstetteri* besteht aus 2 Cerebralganglien (Fig. 58), 2 Buccalganglien, 2 Pedalganglien (Fig. 59 p) und der Visceralgruppe. Diese setzt sich aus 5 Ganglien zusammen, nämlich 2 Pleural- (*pl*) und 2 Parietalganglien (*pa*), sowie 1 Abdominalganglion (*a*), die unter sich und mit den Pedalganglien durch Connective verbunden sind. Die Cerebralganglien stehen mit den Buccalganglien einerseits, sowie den Pleural- und Pedalganglien andererseits durch je 2 Connective, ein linkes und ein rechtes, in der üblichen Weise in Zusammenhang.

Wie ich bei der Beschreibung des Verdauungsapparats geschildert habe, hat der Pharynx in seinem vordern Abschnitt eine Drehung um

45° gemacht. An dieser haben sich ausser dem Oesophagus noch die Cerebral- und Buccalganglien betheiligt. Die Pedalganglien mit der Visceralgruppe sind nicht davon betroffen, sondern eher etwas nach rechts und oben gerückt. Begreiflicher Weise muss sich daher das linke Cerebropedal-, bzw. Cerebropleural-Connectiv verlängert haben. Das rechte hat sich gleichzeitig verkürzt, und so ist jenes Bild zu Stande gekommen, wie ich es in Fig. 60 schematisirt dargestellt habe. Die Cerebralganglien liegen dem vordern Viertel des Pharynx auf. Ihre Lage ist aus Fig. 11 (*cer*) wohl zu erkennen; die eingetretene Verschiebung ist ganz evident.

Die Cerebralganglien sind durch eine kurze, relativ dünne Commissur mit einander verbunden und entsenden jederseits 6 Nerven, die die Kopfhaut in der Gegend des Mundrandes, die beiden Tentakelpaare und die Gehörbläschen (vgl. unten) versorgen. Die Tentakelnerven sind an ihrem distalen Ende zu je einem Ganglion angeschwollen. Der Nervus otocysticus (Fig. 58 *ot*) ist äusserst fein, aber auf Schnittpräparaten von Anfang bis zu Ende zu verfolgen.

Der Penisnerv entspringt nicht als gesonderter Nerv von den Cerebralganglien, sondern scheint sich von einem andern, aber von diesen ausgehenden Nerven abzuzweigen. Leider konnte ich darüber nicht völlige Klarheit schaffen, da die Verhältnisse zu ungünstig waren.

Wie ich es in Fig. 58 dargestellt habe, zeichnen sich die Cerebralganglien an ihren Vorderenden durch zwei, nach der Färbung dunkel erscheinende Partien aus, von denen jederseits ein dünner Strang seinen Ursprung nimmt. Ich habe ihn mit *ct* bezeichnet. Er hebt sich durch seine dunkle Farbe von den hellen Nervenfasern und dem Bindegewebe, das die Ganglien allseitig umgiebt, deutlich ab.

Die beiden dunklen Partien sind die *Lobi accessorii*. Sie sind durch kleine, runde und sehr dicht gedrängte Elemente ausgezeichnet und bieten darin nichts Neues dar. Wohl aber dürften die beiden von ihnen ausgehenden Stränge, die, wie ich mich überzeugt habe, auch bei *Helix pomatia* und *H. hortensis* vorhanden sind, der Beobachtung bis jetzt entgangen sein. Sie enthalten gleichfalls kleine, runde und dicht gedrängte Kerne, die sich von jenen der *Lobi* kaum unterscheiden und auch ohne Grenze in sie übergehen. Sie sind in nach hinten divergirenden Reihen angeordnet. Fig. 61 zeigt uns einen Schnitt durch den Lobus accessorius (*l. acc*) mit dem davon ausgehenden Strang (*ct*). Leider waren meine Präparate nicht dazu geeignet, eine eingehendere Untersuchung zuzulassen. Immerhin liess sich feststellen, dass die Stränge nach vorn gegen die beiden

Ommatophoren hin ziehen. Ob sie jedoch mit der Aussenwelt in Verbindung stehen oder nicht, ob sie einen Hohlraum besitzen oder solid sind, diese Fragen muss ich ungelöst lassen.

Wie haben wir die beiden Stränge zu deuten?

Um darauf eine Antwort geben zu können, müssen wir auf die Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten, speciell der Cerebralganglien, etwas näher eingehen. Das Wichtigste und für uns Interessante giebt SCHMIDT (1891) ungefähr folgendermaassen wieder: „Wie bekannt, entstehen die Cerebralganglien durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Der zuerst erscheinende Bestandtheil eines jeden der beiden spätern Cerebralganglien löst sich als solide Wucherung des Epithels der Sinnesplatten von diesen allmählich ab. Auf weiter vorgerückter Entwicklungsstufe finden wir die beiden Ganglienanlagen als eiförmige, durch eine Commissur mit einander verbundene Massen im vordersten Körperabschnitt.

Wenn bereits der Ommatophor als rundliche, knopfförmige Masse deutlich ausgebildet ist, bemerkt man an seinem untern Rande eine seichte, grubchenförmige Einsenkung des Epithels, die sich schnell vertieft.

Gleichzeitig beginnt eine äusserst lebhaft Wucherung der epithelialen Elemente ihrer Wandung in dem den Cerebralganglien zugewandten Abschnitt. Bald berühren die „Cerebraltuben“ — denn diese von SARASIN (1887—1893) entdeckten Gebilde haben wir vor uns — mit ihren kolbenförmig verdickten Enden die Cerebralganglien und verschmelzen mit diesen.

Die weitere Entwicklung der Cerebraltuben besteht zunächst in einer fortwährenden Massenzunahme ihres cerebralen Abschnitts, während ihr peripheres Ende allmählich vom Epithel der Sinnesplatten sich abzulösen beginnt, mit welchem Vorgang ein allmählicher, peripher beginnender Verschluss des Lumens der Tuben Hand in Hand geht. Querschnitte durch Embryonen im entsprechenden Entwicklungsstadium lassen dementsprechend an jedem Cerebralganglion einen grossen, leicht prominirenden Abschnitt erkennen, der in einen nach unten und vorn gerichteten zapfenförmigen Fortsatz ausläuft.

Im Innern des embryonalen „Lobus accessorius“ — so können wir jetzt den cerebralen Theil der Tuben bezeichnen — ist noch deutlich eine Höhlung nachweisbar, die sich eine Strecke weit in den stielartigen Fortsatz hineinzieht; bald darauf aber obliterirt diese Höhlung vollständig.

Im Verlauf der weitem Entwicklung wird der stielartige Fortsatz

der Lobi accessorii von deren anwachsender Masse gleichsam aufgesogen, er schrumpft zusehends ein, bis er zuletzt nur noch als stumpfer, kleiner Höcker am vordern Theil der ausgebildeten Ganglien nachweisbar ist. Es ist also aus den Cerebraltuben ein Bestandtheil der Cerebralganglien geworden: der Lobus accessorius.“

So weit SCHMIDT. Der Standpunkt, den er einnimmt, ist der bis jetzt gültige gewesen. Er dürfte, nach meinen obigen Befunden, nicht mehr als der allgemein richtige anzusehen sein.

Nach SCHMIDT sollen die Cerebraltuben nach und nach verschwinden und ihre cerebralen Theile, die Lobi accessorii, persistiren. Dass letzteres der Fall ist, ist bekannt; ich habe mich davon auch bei *Paryphanta hochstetteri* überzeugen können. Was sind nun die Stränge, die von diesen ausgehen? Ich glaube mit Bestimmtheit in ihnen die Cerebraltuben erblicken zu dürfen. Alles deutet darauf hin: ihr histologischer Bau, der mit dem der Lobi accessorii übereinstimmt; die Lage ihres Ursprungs; der Weg, den sie nach vorn zu den Ommatophoren einschlagen. Ob sie solid sind oder einen Canal darstellen, ob sie mit der Aussenwelt in Verbindung stehen oder nicht, diese Fragen musste ich, wie oben schon betont, unentschieden lassen.

Die Thatsache jedoch, dass sie auch bei *Helix pomatia* und *H. hortensis* zu finden waren, deutet darauf hin, dass ihnen eine allgemeinere Verbreitung zukommen dürfte. Die Annahme, dass die Cerebraltuben im Verlauf der Entwicklung verschwinden, ist mithin, wenigstens theilweise, als irrig zu betrachten. Spätere eingehendere Untersuchungen werden einen fruchtbaren Boden finden.

Die Buccalganglien liegen an der gewöhnlichen Stelle, dicht hinter der Einmündung des Oesophagus in den Pharynx. Sie sind durch eine kurze Commissur mit einander verbunden.

Die grössten aller Ganglien sind die Pedalganglien. Sie stehen durch zwei kurze Commissuren mit einander in Zusammenhang (vgl. Fig. 59). Die eine derselben liegt nach vorn und dorsal. Sie übertrifft an Dicke die zweite ventral und hinter ihr gelegene ungefähr um das Dreifache. Die von den Pedalganglien ausgehenden Nerven lassen sich in zwei Gruppen sondern, in solche, die der Peripherie der Pedalganglien (*p.n*) einerseits und deren Ventralseite (*v.n*) andererseits angehören. Diese Verhältnisse sind auch für die Testacellen gültig.

Die Nerven der Peripherie gehen mehr seitlich und nach vorn und dringen in die Körperhülle ein, während die der Ventralseite die Fussmuskulatur und die Fussdrüse versorgen.

Mit den Pedalganglien im Zusammenhang steht ein in die Fussmuskulatur eingebettetes engmaschiges Netzwerk von Nervenfasern, in deren Bahnen zahlreiche Ganglien eingeschaltet sind. Diese sind rund bis oval und besitzen einen annähernd gleichen, relativ geringen Umfang. (Fig. 62). Die Ganglienzellen besitzen grössere oder kleinere Kerne, von denen erstere durch einen im Centrum gelegenen Nucleolus ausgezeichnet sind.

Meines Wissens sind die Befunde, die uns dieses eigenthümliche nervöse Netzwerk in der Fussmuskulatur von *Paryphanta hochstetteri* darbietet, noch nicht bei andern Pulmonaten bekannt. Ich habe *Helix hortensis* daraufhin flüchtig untersucht und nichts derartiges gefunden. Es ist hier nicht meine Aufgabe, auf die physiologische Bedeutung einzugehen.

In die Visceralcommissur sind 5 Ganglien eingeschaltet.

Die Pleuralganglien liegen dem Hinterrande der Pedalganglien an und entsenden ausser den Commissuren und Connectiven keine Nerven.

Die 3 übrigen Ganglien der Visceralgruppe versorgen den Geschlechts- und Verdauungsapparat, sowie vermuthlich Herz und Niere. Die beiden Parietalganglien zeichnen sich durch je einen kräftigen Nerven aus, der nach links, bzw. rechts zum Mantelrand zieht. Das linke Parietalganglion scheint ausserdem die Pro- und Retractoren des Pharynx, das Abdominalganglion u. a. den Spindelmuskel zu versorgen. Auch die Tentakelretractoren erhalten wahrscheinlich von der Visceralgruppe ihre Nerven.

Was die Grössenverhältnisse der beiden Parietalganglien anbelangt, so ist hervorzuheben, dass das rechte das linke annähernd um das Doppelte übertrifft. Das Abdominalganglion endlich ist fast so gross wie die beiden Parietalganglien zusammen und steht einem Pedalganglion an Umfang wenig nach.

In histologischer Richtung bieten die Ganglien von *Paryphanta hochstetteri* nichts Neues dar. Eine der grössten Ganglienzellen mass ungefähr 0,185 mm, ihr Kern 0,15 mm und dessen Nucleolus etwas mehr als 0,01 mm.

Das Nervensystem von *Paryphanta hochstetteri* zeigt mithin ein Verhalten, wie wir es bei Pulmonaten mit relativ primitivem Nervensystem zu finden gewohnt sind: die Ganglien der Visceralgruppe sind in der Fünffzahl vorhanden; zu Verschmelzungen ist es nicht gekommen. Dieses Verhalten dürfte für eine Bestimmung von *Paryphanta hochstetteri* hinsichtlich ihrer Stellung im System von grosser

Wichtigkeit sein. Und da sie sich hierin den Testacellen anschliesst, so lässt sich daraus auf eine Verwandtschaft zwischen beiden schliessen.

Auf eine ausführliche Beschreibung des Auges brauche ich mich nicht einzulassen, da diesem die für die Pulmonaten charakteristischen Merkmale zukommen. Ich will nur kurz Folgendes mittheilen: Die Augenkapsel (vgl. Fig. 63) hat ungefähr Kugelform. Ihr Durchmesser beträgt 0,3 mm. Sie ist von einer zarten „Hüllhaut“ rings umgeben. Die Linse hat die Gestalt eines Ellipsoids, dessen Längsaxe der des Ommatophoren parallel läuft. Ihre Hauptaxe ist etwa 0,16 mm, ihre Nebenaxe 0,10 mm lang. Die Linse erscheint in den Präparaten der Cornea nicht anliegend, was jedoch eine unnatürliche Lage sein dürfte. Das Pigment der Retinazellen ist an deren innerem Rande angehäuft. Die Stäbchen der Retina waren als solche nicht mehr zu erkennen, sondern durch eine homogene Masse vertreten.

Auffallend sind eigenthümliche Gebilde, die sich in den kleinen sowohl wie den grossen Fühlern, aber auch nur hier, vorfinden (Fig. 63 *z* und Fig. 64). Sie stellen runde oder ovale Zellen dar. Ihr Protoplasma hat sich kaum gefärbt. Sie enthalten je einen grossen dunklen Kern, der grob gekörnelt ist. Ihre Grösse ist ziemlich die gleiche und beträgt etwa 0,10 mm. Sie besitzen keine Ausführungsgänge, stehen auch mit der Wand der Tentakel in keiner Verbindung. Sie liegen dicht gedrängt bei einander und sind in ein an Pigmentzellen reiches Bindegewebsnetz eingebettet. In allen 3 von mir untersuchten Exemplaren waren sie vorhanden. Ich bin nicht im Stande, diese Zellen zu erklären, und es ist mir nicht bekannt, dass bei andern Pulmonaten Aehnliches beobachtet wäre.

Die beiden Gehörbläschen (Fig. 59 *etc*) liegen dem hintern Rand der Pedalganglien dicht an. Sie werden, wie ich bereits bei Besprechung der Cerebralganglien angeführt habe, von diesen versorgt. Sie stellen kleine, kuglige Kapseln dar (Fig. 65). Ihre den Pedalganglien zugekehrte Seite ist etwas abgeplattet, während ihre andere regelmässig gewölbt erscheint. Die Otolithen sind kleine, walzenförmige Körperchen und haben den Farbstoff kaum aufgenommen. Die Wand der Gehörbläschen besteht aus niedrigen Zellen. Ihr Protoplasma ist blass geblieben. Die Kerne hingegen haben sich intensiv gefärbt und zeichnen sich durch ihre relativ bedeutende Grösse aus. Cilien waren nicht mehr zu finden, wohl eine Folge der mangelhaften Conservirung.

Von negativem Erfolg waren leider meine Bemühungen, das Geruchsorgan zu finden. Dass ein solches vorhanden ist, kann

mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Doch war es mir weder durch Präparation noch auf Schnitten möglich, seine Lage zu ermitteln.

Zusammenfassung und Schluss.

Die von mir untersuchten Exemplare der Species *Paryphanta hochstetteri* PFR. stammen aus den Bergmulden in der Nähe der Elmsly-Bay (Neuseeland).

Die Schale liegt über der Mitte des Körpers und ist zur Aufnahme des ganzen Thieres geeignet. Sie ist auf der Unterseite fast schwarz gefärbt, weshalb ich unser Thier, unter Anlehnung an TRAVERS, *Paryphanta hochstetteri* PFR. var. *obscura* nennen will. Die Schale besteht aus einer äussern Cuticular- und einer innern Kalkschicht. Jene übertrifft diese an Dicke um das Vierfache und erstreckt sich weit über sie hinaus. Sie entspricht der „Epidermis“ der ältern Autoren.

Das Thier selbst ähnelt in seiner äussern Gestalt sehr unserer *Helix pomatia* L. Der Mantelkragen ist einfach und nicht der Länge nach gespalten. Er erweitert sich auf der rechten Seite zu einem dreieckigen Flügel, in den Athemloch und After münden. Die gemeinsame Geschlechtsöffnung liegt vorn, dicht hinter dem rechten Ommatophor. Der Fuss ist vorn quer abgestutzt und läuft nach hinten spitz zu. Eine Schwanzdrüse fehlt. Die Sohle ist durch eine mediane Rinne in zwei symmetrische Hälften geschieden, ausserdem quer gefurcht.

In der Haut finden sich vier Drüsenarten, die alle einzellige Drüsen sind.

Die Fussdrüse ist lang und über der innern Fussfläche, also in der Leibeshöhle, gelegen. Sie mündet dicht hinter der Mundöffnung nach aussen.

Der Mund ist von 3 Lippen umstellt, erscheint auf Querschnitten daher Y-förmig. Ein Kiefer fehlt.

Der Pharynx ist ein langer, musculöser Sack, der bis an das Hinterende des Thieres reicht. In seinem innern Bau ähnelt er dem von *Testacella fischeriana* und *bisulcata* (?). Die Radulazähne sind in winklig gebrochenen Querreihen angeordnet. Ein Mittelzahn ist vorhanden. Die Zähne sind schmal und spitz, ohne Widerhaken. Die Odontoblasten liegen im hintersten Winkel der Radulascheide. Der Stützbalken ist weder musculös noch knorpelig, scheint vielmehr eine elastische Platte vorzustellen.

Der Oesophagus entspringt in der Mitte des Pharynx. Er ist lang und erweitert sich erst spät zum Magen. Dieser und der Darm liegen in der Spirale. Es ist eine Speicheldrüse mit zwei Ausführungsgängen vorhanden. Die Leber lässt sich in zwei Partien, eine vordere, kleine, und eine hintere, grosse, scheiden.

Nach den im Darm vorhandenen Speiseüberresten zu urtheilen, dürfte *Paryphanta* fleisch- und pflanzenfressend sein.

Die Zwitterdrüse ist in die hintere Leber eingebettet. Ihre Gestalt konnte ich nicht ermitteln. Der Zwittergang nimmt in seinem distalen Ende die birnförmige Eiweissdrüse auf. Er entbehrt einer Vesicula seminalis. Der Spermooviduct lässt zwei Abschnitte unterscheiden, einen breiten, dorsoventral abgeplatteten, dessen Lumen eine Sonderung in Samengang und Uterus aufweist, und einen runden, proximalen, der diese Differenzirung nicht zeigt. Der Uterus setzt sich in den Oviduct, der Samengang in das Vas deferens fort. Der Oviduct geht in die Vagina über, die einen als Bursa copulatrix, bzw. Receptaculum seminis zu bezeichnenden Anhang trägt. Das Vas deferens lässt einen freien und einen dem Penis angeschmiegtten Abschnitt unterscheiden. Es mündet in das Penislumen ein. Der Penis ist ein langer, cylindrischer Schlauch, der an seiner dunkel schiefergraublauen Farbe sofort zu erkennen ist. Er mündet dicht hinter der Geschlechtsöffnung in die Vagina. Der Geschlechtsapparat besitzt keine Anhangsdrüsen. Desgleichen fehlen Drüsen in den Wandungen von Vagina, Penis und Vas deferens.

Die Lunge ist dünnwandig und gefässarm und ausserordentlich tief. In ihrem hintersten Winkel, dem Boden angehörend, liegen Herz und Niere. Ersteres liegt medianwärts von dieser. Vorhof und Nierenspitze sind nach vorn, Kammer und Nierenbasis nach hinten gerichtet. Der Renopericardialcanal mündet in gleicher Höhe mit dem Uebergang vom Vorhof in die Kammer. Der Ureter entspringt an der Nierenspitze und öffnet sich im Grunde der Mantelhöhle. Ein secundärer Ureter fehlt.

Das Centralnervensystem besteht aus 2 Cerebral-, 2 Buccal-, 2 Pedalganglien und der Visceralgruppe. Diese setzt sich aus 5 Ganglien, nämlich 2 Pleural- und 2 Parietalganglien sowie 1 Abdominalganglion zusammen. Die beiden Cerebralganglien lassen vorn die Lobi accessorii erkennen. Diese entsenden je einen Strang, der die aus der Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten bekannte Cerebraltube ist. Sie findet sich, wie ich mich überzeugen konnte, auch bei *Helix pomatia* und *H. hortensis*. Damit ist einerseits anzunehmen,

dass den Cerebraltuben eine allgemeinere Verbreitung zukommen dürfte, andererseits bewiesen, dass die Annahme, die Cerebraltuben würden im Laufe der Entwicklung des Thieres resorbirt, nicht zutreffend ist, allerdings vorläufig nur in sehr beschränktem Maasse. — Die beiden Pedalganglien sind durch zwei kurze Commissuren mit einander verbunden. Mit ihnen offenbar in Zusammenhang steht ein in die Fussmuskulatur eingebettetes Netzwerk von Nervenfasern, in das zahlreiche, kleine Ganglien eingeschaltet sind.

Seh- und Gehörorgan bieten nichts Neues dar. Das Geruchsorgan konnte ich nicht finden. — In den Fühlern finden sich viele, dicht gedrängte Zellen, mit grossen Kernen. Ihre Bedeutung konnte ich nicht aufklären.

Ein Vergleich von *Paryphanta hochstetteri* mit den Testacelliden führt zu dem Ergebniss, dass diese beiden thatsächlich in nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen und dass diese Verwandtschaft von *Paryphanta* zu *Testacella* eine nähere als zu *Daudebardia* ist. Wir haben gesehen, dass bei *Testacella* durch die veränderten Lebensgewohnheiten die ursprünglich wohl entwickelte und über der Mitte des Thieres gelegene Schale allmählich nach hinten verschoben und rudimentär wurde. Es zeigt dies, dass eine relativ grosse Schale die primäre Stufe in der phylogenetischen Entwicklung der Pulmonaten ist, während eine relativ kleine Schale als eine secundäre Erscheinung zu betrachten ist. Daraus dürfen wir den Schluss ziehen, dass die Testacelliden von *Paryphanta*-ähnlichen Thieren abstammen und nicht umgekehrt, dass mithin bei einer Eintheilung der Familie der Agnatha die Gattung *Paryphanta* vor *Testacella* unterzubringen ist.

Literaturverzeichniss.

- ADAMS, H. and A. (1858), The genera of recent Mollusca; arranged according to their organization, London, V. 2, p. 225.
- ADAMS, JAMES (1886), The land Mollusca of the Thames Goldfields, in: Trans. New Zeal. Inst., V. 19 (N. S. V. 2), p. 177—181.
- ALBERS, JOH. CHRIST (1850), Die Heliceen, nach natürlicher Verwandtschaft systematisch geordnet, Berlin.
- (1860), Die Heliceen nach natürlicher Verwandtschaft systematisch geordnet, 2. Ausgabe, Leipzig.
- BABOR, J. F. (1895), Ueber die wahre Bedeutung des sog. SEMPER'schen Organs der Stylommatophoren, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Cl.
- BARFURTH, D. (1883), Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber, in: Arch. mikr. Anat., V. 22.
- BEHME, TH. (1889), Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparats der Lungenschnecken, Inaug.-Dissert., Berlin.
- BÖHMIG, L. (1883), Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden: *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis*, Inaug.-Dissert., Leipzig.
- (1893), Zur feinern Anatomie von *Rhodope veranii* KÖLLIKER, in: Z. wiss. Zool., V. 56.
- BRAUN, M. (1888), Ueber den Harnleiter bei *Helix*, in: Nachrichtenblatt D. malak. Gesellsch., No. 7 u. 8.
- (1888), Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei *Helix pomatia* L., *ibid.* No. 9 u. 10.
- BROCK, J. (1886), Die Entwicklung des Geschlechtsapparats der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger andern Organsysteme, in: Z. wiss. Zool., V. 44.
- BRONN, H. G. (1862—1866), Die Classen und Ordnungen des Thierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, V. 3, Malacozoa, 2. Abth., Leipzig und Heidelberg.
- BULLER, W. L. (1895), Remarks on *Paryphanta hochstetteri*, in: Trans. New Zeal. Inst., V. 27 (N. S. V. 10), p. 670—671.

- Cox, J. C. (1868), A monograph of Australian land shells, in: Journ. Conch. Paris, V. 17, p. 96—100 (Auszug).
- (1888), Contributions to conchology, No. 1, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (ser. 2) V. 2, p. 1061—1064.
- CROSSE, H. (1893), Note préliminaire sur la faune malacologique terrestre et fluviatile de la Nouvelle Zélande et sur ses affinités, in: Journ. Conch. Paris, V. 41.
- FISCHER, P. (1871), Sur l'anatomie des Bulimes Néo-Calédoniens du groupe Placostylus, in: Journ. Conch. Paris, V. 19.
- (1873), Sur l'anatomie des Hélices carnassières de la Nouvelle-Calédonie, *ibid.* V. 21.
- (1875), Sur la disposition générale du système nerveux chez les Mollusques gastéropodes pulmonés stylommatophores, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 81.
- (1887), Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique, Paris.
- FRENZEL, J. (1886), Nachträgliches über die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken, in: Boll. Soc. adriatica Sc. nat. Trieste, V. 9, No. 2.
- GILLIES, J. B. (1868), Notes on land and fresh-water shells, collected in the northern part of the province of Auckland, during the month of April, 1868, in: Trans. New Zealand Inst., V. 1, p. 60—61.
- GRAY, J. E. (1841), New land shells from New Zealand, in: Ann. Mag. nat. Hist., (ser. 1) V. 6, p. 317.
- (1849), Description of a new genus and several new species of terrestrial, fluviatile and marine molluscos animals inhabiting New Zealand, in: Proc. zool. Soc. London, V. 17, p. 164—169.
- (1860), On the arrangement of the pulmoniferous Mollusca into families, in: Ann. Mag. nat. Hist., (ser. 3), V. 6, p. 267—269.
- GROBBEN, KARL (1894), Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., V. 103, Abth. 1.
- HEDLEY, C. (1892), The land molluscan fauna of British New Guinea, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (ser. 2) V. 6, p. 67—116 u. 685—698.
- (1893), Schizoglossa; a new genus of carnivorous snails, *ibid.*, (ser. 2) V. 7, p. 387—392.
- HEDLEY, C. and SUTER, H. (1893), Reference list of the land and fresh-water Mollusca of New Zealand, *ibid.*, (ser. 2) V. 7, p. 613—665.
- v. HOCHSTETTER, F. (1863), Neu-Seeland, Stuttgart.
- HUTTON, F. W. (1872), On the geographical relations of the New Zealand fauna, in: Trans. New Zealand Inst., V. 5, p. 227—256.
- (1880), Contributions to New Zealand malacology, *ibid.* V. 13, p. 200—204.
- (1882), Notes on some pulmonate Mollusca, *ibid.* V. 14, p. 150—158.
- (1883a), Notes on some New Zealand land shells, with descriptions of new species, *ibid.* V. 16, p. 161—186.
- (1883b) Revision of the land Mollusca of New Zealand, *ibid.* V. 16, p. 186—212.

- JACOBI, A. (1898), Japanische beschaltete Pulmonaten. Anatomische Untersuchungen des im zool. Museum der Kais. Universität in Tokyo enthaltenen Materials. I. Pulmonaten, in: Journ. Coll. Sc. Tokyo, Japan, V. 12.
- v. JHERING, H. (1877), Zur Morphologie der Niere der sog. „Mollusken“, in: Z. wiss. Zool., V. 29.
- (1885), Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen, *ibid.* V. 41.
- (1892), Morphologie und Systematik des Genitalapparats von *Helix*, 1. u. 2. Theil, *ibid.* V. 54.
- KINGSLEY, R. J. (1895), Zoological notes, in: Trans. New Zeal. Inst., V. 27 (N. S. V. 10) p. 238—239.
- KOBELT, W. (18?), Die Binnenmolluskenfauna von Neu-Guinea, Sep.-Abdr.
- (1893), Bericht über die geographische Verbreitung, die Systematik und die Biologie etc. der Mollusken im Jahre 1892, in: Arch. Naturg., Jg. 59, V. 2, Heft 1, p. 267.
- KORSCHOLT und HEIDER (1893), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, spec. Theil, 3. Heft, Jena.
- LEUNIS, JOH. (1883), Synopsis der Thierkunde, 3. Aufl., von H. LUDWIG, V. 1, Hannover.
- LEYDIG, FR. (1865), Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 21, p. 43.
- MÖRCH, O. A. L. (1865), Quelques mots sur un arrangement des Mollusques pulmonés terrestres (Géophiles FÉR.) basé sur le système naturel, in: Journ. Conch. Paris, V. 13, p. 265—283 und 376—396.
- NALEPA, ALFRED (1883), Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Cl., V. 87, p. 237—302.
- PELSENEER, PAUL (1897), Traité de zoologie, Fasc. 16, Mollusques, Paris.
- PFEFFER, G. (1887), v. JHERING's Vorschläge zur Bezeichnung der Radulazähne von Landschnecken, in: Verh. Ver. naturw. Unterh. Hamburg.
- PFEIFFER, L. (1848; 1859; 1868), Monographia Heliceorum viventium, Leipzig, V. 1, p. 109, § 22; V. 4. p. 8, § 1; V. 5, p. 48, § 1.
- (1854), Descriptions of 42 new species of *Helix*, from the collection of H. CUMING, Esq., in: Proc. zool. Soc. London, V. 22, p. 49—57.
- PILSBRY, H. A. (1892), Preliminary outline of a new classification of the Helices, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.
- PLATE, L. (1889), Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., p. 505—630.
- PLATNER, GUSTAV (1885), Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 25.
- REEVE, L. A. (1854), Conchologia iconica, V. 7 (*Helix*), London.
- RÖSSLER, R. (1885), Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 41.

- SARASIN, P. B. (1883), Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 6.
- SARASIN, P. u. F. (1887—1893), Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Wiesbaden.
- SCHMIDT, ADOLF (1856), Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren in taxonomischer Hinsicht.
- SCHMIDT, FERD. (1891), Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten, I. Die Entwicklung des Nervensystems, Dorpat.
- SCHUBERTH, OTTO (1892), Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparats von Helix, in: Arch. Naturg., Jg. 58, V. 1, p. 1—65.
- SEMPER, C. (1894), Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Theil, Wissenschaftliche Resultate, V. 3, Landmollusken, 2. Ergänzungsheft, Ueber die Niere der Pulmonaten, herausgeg. und ergänzt von H. SIMROTH, Wiesbaden.
- SICARD, M. H. (1874), Recherches anatomiques et histologiques sur le Zonites algerius, in: Ann. Sc. nat., (ser. 6) V. 1, Zool.
- SIMROTH, H. (1876), Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere, in: Z. wiss. Zool., V. 26.
- (1887), Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung des *Agriolimax laevis*, *ibid.*, V. 45.
- (1899), BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, V. 3, Mollusca (Weichthiere), Lieferung 39—44, Leipzig.
- SMITH, E. A. (1874), The zoology of the Voyage of H. M. S. Erebus and Terror, under the command of Captain Sir JAMES CLARK ROSS, R. N., F. R. S., during the years 1839 to 1843, V. 2, London.
- (1876), Description of a new species of Helicidae from New Zealand, in: Ann. Mag. nat. Hist., (ser. 5) V. 6, p. 159.
- SOCHACZEWER, D. (1881), Das Riechorgan der Landpulmonaten, in: Z. wiss. Zool., V. 35.
- SPENGEL, J. W. (1881), Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 35.
- STREBEL, HERMANN (1878), Beitrag zur Kenntniss der Fauna mexikanischer Land- und Süßwasser-Conchylien, Theil 3, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg.
- SUTER, H. (1891), On the dentition of some New Zealand land and fresh-water Mollusca, with descriptions of new species, in: Trans. New Zealand Inst., V. 24 (N. S. V. 7), p. 286—303.
- (1893), Liste synonymique et bibliographique des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Nouvelle-Zélande, in: Journ. Conch. Paris, V. 41, p. 220—293.
- (1894), Check-list of the New Zealand land and fresh-water Mollusca, in: Trans. New Zealand Inst., V. 26 (N. S. V. 9), p. 139—154.
- (1894), Additions and emendations to the reference list of the land and fresh-water Mollusca of New Zealand, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (ser. 2) V. 8, p. 484—502.
- (1895), Further contributions to the Molluscan fauna of New Zealand, in: Trans. New Zealand Inst., V. 28, (N. S., V. 11), p. 319—323.

- TRAVERS, W. T. L. (1895), Notes on the larger species of Paryphanta in New Zealand, with some remarks on the distribution and dispersal of land-shells, *ibid.* V. 27 (N. S. V. 10), p. 224—228.
- TRYON, G. W. (1884), Structural and systematic conchology, Mollusca, V. 3.
- (1885), Manual of conchology, (ser. 2) V. 1, Philadelphia.
- TURNER, C. H. (1899), Notes on the mushroom bodies of the Invertebrates, in: *Zool. Bull.*, V. 2.
- WOODWARD, S. P. (1871), A manual of the Mollusca, London, 2. ed. by RALPH TATE.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 26—29.

Die Zeichnungen wurden nach mikroskopischen Präparaten, mit Hülfe des ZEISS'schen Mikroskops und des ABBÉ'schen Zeichenapparats ausgeführt.

- | | |
|--|--|
| <i>a</i> Abdominalganglion | <i>dr. alb</i> Zellen der Eiweissdrüse |
| <i>adv</i> Adventitia | <i>dr. sg</i> Drüsen des Samengangs |
| <i>alb</i> Eiweissdrüse | (Prostatadrüsen) |
| <i>an</i> After | <i>dr. sg'</i> secernirende Drüsenzellen |
| <i>atr</i> Atrium | des Samengangs |
| <i>b. cop</i> Bursa copulatrix bezw. Re- | <i>dr. sg''</i> verbrauchte Drüsenzellen |
| ceptaculum seminis | des Samengangs |
| <i>bi</i> Bindegewebe | <i>drp</i> Drüsenpolster |
| <i>bm</i> Basalmembran der Radula | <i>dr. spov'</i> Drüsen des Spermoviducts |
| <i>c</i> Muskelstränge, die den Stütz- | in dessen proximalem Abschnitt |
| balken mit der Pharynxwandung | <i>dr. ut</i> Uterusdrüsen |
| verbinden und ihn in seiner | <i>ep</i> Epithel der Radulascheide |
| Lage fixiren. | <i>ep. alb</i> Epithel des Ausführungs- |
| <i>ca</i> Kalkschicht der Schale | gangs der Eiweissdrüse |
| <i>c. b. c</i> Cerebro-buccal-Connectiv | <i>ep. dh</i> Epithel des Zwittergangs |
| <i>cer</i> Cerebralganglion | <i>ep. gg</i> Epithel der Ausführungs- |
| <i>co</i> Nierenconcremente | gänge der Prostatadrüsen |
| <i>c. p. c</i> Cerebro-pedal-Connectiv | <i>eph</i> Epithel der Radulascheide in |
| <i>c. pl. c</i> Cerebro-pleural-Connectiv | deren hinterstem Ende |
| <i>ct</i> Cerebraltube | <i>ep. sg</i> Epithel des Samengangs |
| <i>cu</i> Cuticularschicht der Schale | <i>ep. spov'</i> Epithel des Spermoviducts |
| <i>d</i> Mitteldarm | in seinem proximalen Abschnitt |
| <i>def</i> freier Theil des Vas deferens | <i>ep. ur</i> Epithel des Ureters |
| <i>def'</i> dem Penis anliegender Theil | <i>ep. ut</i> Epithel des Uterus |
| des Vas deferens | <i>f</i> Fermentzellen der Leber |
| <i>dh</i> Zwittergang | <i>fu</i> Fussdrüse |
| <i>dh'</i> Anfangsäste des Zwittergangs | <i>gen</i> Genitalapparat |
| <i>div. ut</i> Uterusdivertikel | <i>gh</i> Zwitterdrüse |
| <i>dn</i> Darmnierenrand | <i>go</i> Geschlechtsöffnung |
| <i>dr₁</i> u. <i>dr₂</i> einzellige Drüsen | <i>hb</i> Harnblase |

- hep* vordere Leberpartie
hep' hintere Leberpartie
hf Harnfurche
hg Lebergänge
int Intima
inv Lumen im Kiel der Radulascheide
k Kerne der Nierenzellen
k' Kerne der den Stützbalken durchziehenden Gefässe
k'' Kerne der radiären Fasern des Stützbalkens
ka Kalkzellen der Leber
krs Kiel der Radulascheide
l die den Stützbalken bekleidende Längsmusculatur
l' die aus Längsmusculatur bestehende Wandung des Spaltes (*spa*), in dem der Stützbalken ruht
l. acc Lobus accessorius
lb Lungenboden
l. c. p. c linkes Cerebropedal-Connectiv
le Leberzellen
mu Muskeln
musc Muscularis
musc. retr. pen Musculus retractor penis
n Augennerv
nb Nierenbasis
ncy Follikelwand
nsp Nierenspitze
o Eizelle
od Odontoblasten
oes Oesophagus
om Ommatophor
ot Gehörnerv
otc Otocyste
ov Oviduct
p Pedalganglion
pa Parietalganglion
pen Penis
per Pericardium
ph Pharynx
phb Pharynxbucht
pl Pleuralganglion
p. n peripherisch entspringende Nerven der Pedalganglien
protr. stb Protractoren des Stützbalkens
pyl Pylorus
r Rinne, die die ursprüngliche Zweizahl der Speicheldrüse andeutet
r. c. p. c rechtes Cerebropedal-Connectiv
re Niere
rect Enddarm
retr. ph Retractoren des Pharynx
rf radiäre Fasern des Stützbalkens
r. p. n rechter, zum Mantelkragen führender Parietalnerv
rs Radulascheide
r. s. g rechter Speicheldrüsengang
sal Speicheldrüse
sg Samengang
s. g Speicheldrüsengänge
sin Sinusse, die die Zellen der Eiweissdrüse einhüllen
sp Spermatozoen
sp' Bildungsstadien von Spermatozoen
spa Spalt, in dem der Stützbalken ruht
spn Spindelnierenrand
spov distaler Abschnitt des Spermoviducts
spov' proximaler Abschnitt des Spermoviducts
st Hauptstamm, zu dem sich die Gefässe des Lungenbodens vereinigen.
stb Stützbalken
sto Magen
ur Ureter
uro Ausmündung des Ureters in die Lungenhöhle
ut Uterus
vag Vagina
ventr Ventrikel
v. n ventral entspringende Nerven der Pedalganglien
z eigenthümliche Zellen in den Tentakeln

Tafel 26.

Fig. 1—3. Geschlechtsreifes Thier mit der Schale; von der Seite, von oben und von unten gesehen. Natürl. Grösse.

Fig. 4. Querschliiff durch die Schale. 52/1.

Fig. 5. Querschnitt durch Lungenhöhle und Mantelkragen. 5/1.

Fig. 6 u. 7. Querschnitte durch den vordern und hintern Theil der Fussdrüse. 63/1.

Fig. 8. Situs viscerum (Schale entfernt). Natürl. Grösse.

Fig. 9 veranschaulicht die Pharynxretractoren (Speicheldrüsen und Spermoviduct sind zur Seite gelegt); das Vas deferens ist etwas aus seiner Lage gebracht, um den stark gewundenen Verlauf zu zeigen. Natürl. Grösse.

Fig. 10 giebt die Lage der Organe des Eingeweidebruchsacks wieder. Natürl. Grösse.

Fig. 11. Junges Thier, Situs viscerum (Schale entfernt). Natürl. Grösse.

Tafel 27.

Fig. 12. Querschnitt durch die Mundhöhle. 7,5/1.

Fig. 13—18. Querschnitte durch den Pharynx (von vorn nach hinten). 7,5/1.

Fig. 19. Längsschnitt durch das Hinterende des Pharynx. 7,5/1.

Fig. 20. Der der Radulascheide angehörende Theil der Radula. Natürl. Grösse.

Fig. 21. Mittelzahn von der Seite. 63/1.

Fig. 22. Mittelzahn mit angrenzendem linken und rechten Seitenzahn in natürlicher Lage. 63/1.

Fig. 23a u. 23b. Seitenzähne am Rande und mehr nach der Mitte zu. 63/1.

Fig. 24. Seitenzahn, von der Seite gesehen. 63/1.

Fig. 25. Querschnitt durch den Stützbalken. Dessen Fasern sind der Länge nach getroffen. 38/1.

Fig. 26. Querschnitt durch die Fasern des Stützbalkens. 270/1.

Fig. 27. Querschnitt durch ein Muskelbündel. 270/1.

Fig. 28. Querschnitt durch das hinterste Ende der Radulascheide. 63/1.

Fig. 29. Längsschnitt durch das hinterste Ende der Radulascheide. 63/1.

Fig. 30. Darmcanal, von vorn gesehen. Pharynx, der grösste Theil des Oesophagus, sowie Speicheldrüse und Leber sind weggelassen. 1, 2, 3, 4 blasenartige Erweiterungen des Mitteldarms. Natürl. Grösse.

Fig. 31. Magen mit dem Anfangstheil des sich ihm anschliessenden Mitteldarms, von hinten und etwas oben gesehen. Natürl. Grösse.

Fig. 32 u. 33. Speicheldrüse, von oben und unten gesehen. Natürl. Grösse.

Fig. 34. Zellen der Leber. 270/1.

Fig. 35. Geschlechtsapparat. * annähernde Lage des Uterusdivertikel. Natürl. Grösse.

- Fig. 36. Schnitt durch den productiven Theil der Zwitterdrüse. 110/1.
 Fig. 37. Eizelle. 110/1.
 Fig. 38. Längsschnitt durch einen Ausführungsgang der Zwitterdrüse. 360/1.
 Fig. 39. Querschnitt durch den Zwittergang. 190/1.
 Fig. 40. Uterusdrüsen. 270/1.

Tafel 28.

- Fig. 41. Einmündung der Eiweissdrüse in den Zwittergang. 110/1.
 Fig. 42. Einmündung des Zwittergangs in den Spermoviduct. 110/1.
 Fig. 43. Querschnitt durch den Spermoviduct in seinem mittlern Theil. 23/1.
 Fig. 44. Querschnitt durch den Spermoviduct nahe seinem distalen Ende. 23/1.
 Fig. 45. Querschnitt durch den Oviduct und die Bursa copulatrix (Receptaculum seminis?). 23/1.
 Fig. 46. Querschnitt durch den freien Theil des Vas deferens. 38/1.
 Fig. 47. Querschnitt durch den in der Peniswandung verlaufenden Theil des Vas deferens. 110/1.
 Fig. 48. Querschnitt durch die Vagina. 23/1.
 Fig. 49. Querschnitt durch den Penis. 52/1.
 Fig. 50. Längsschnitt durch eine Penisapille. 360/1.

Tafel 29.

- Fig. 51. Einmündung der Prostataadrüsen in den Samengang. * Einmündungsstellen der Ausführungsgänge der Prostataadrüsen in den Samengang. 110/1.
 Fig. 52. Lunge, Herz und Niere in natürlicher Lage; die dorsale Wand des Herzbeutels ist weggeschnitten, um Herzkammer und Vorhof besser zur Anschauung zu bringen. Natürl. Grösse.
 Fig. 53. Schnitt durch Herz und Niere. * Einmündungsstelle des Renopericardialcanals in den Herzbeutel. 5/1.
 Fig. 54. Schnitt durch die Niere. 110/1.
 Fig. 55. Nierenconcremente. 270/1.
 Fig. 56. Einmündung des Renopericardialcanals in das Nierenlumen †. 23/1.
 Fig. 57. Einmündung der Niere in die Harnblase. 38/1.
 Fig. 58. Cerebralganglien. 7,5/1.
 Fig. 59. Pedalganglien mit der Visceralgruppe. 7,5/1.
 Fig. 60. Lage der Cerebralganglien etc. in Bezug auf den Pharynx (Schema, Querschnitt). 7,5/1.
 Fig. 61. Schnitt durch den Lobus accessorius und die daraus entspringende Cerebraltube. 90/1.
 Fig. 62. Ganglien der Fussmuskulatur. 110/1.
 Fig. 63. Auge. 63/1.
 Fig. 64. Eigenthümliche Zellen in den Tentakeln bei starker Vergrößerung. 270/1.
 Fig. 65. Linkes Gehörbläschen. 190/1.

Ueber das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden.

Von

Dr. J. C. H. de Meijere in Amsterdam.

Hierzu Tafel 30—37.

Obgleich die Literatur über die Endapparate am Beine, namentlich der Insecten, keine dürftige ist, so beziehen sich doch die meisten der hierbei in Betracht kommenden Arbeiten mehr auf die Physiologie, den Gebrauch dieser Theile, während die Anatomie nur in so fern berücksichtigt wurde, als dieselbe für das Verständniss ihrer Function der Untersuchung werth schien. Es hatten diese Untersuchungen nämlich in der Regel das Ziel, Aufschlüsse zu geben über die Weise, wie sich die Insecten dieses Endtheils der Beine beim Laufen oder Klettern bedienen. Eine ausführlichere vergleichend-anatomische Untersuchung von diesem Theil des Insecten- oder überhaupt des Arthropodenkörpers liegt meines Wissens noch nicht vor. Das erklärt zunächst die sehr verschiedene Auffassung, welche man über diese Theile in den Handbüchern z. B. antrifft. Was die Insecten anlangt, so wird meistens angenommen, dass sich am letzten Tarsengliede, das hier meistens das 5. ist, verschiedene Anhänge befinden, welche nach Form und Function als Krallen, Haftläppchen u. s. w. unterschieden werden. Namentlich sollen die Krallen die Bedeutung modificirter Borsten oder Haare haben.

Diese Auffassung findet sich z. B. in den allernuesten Handbüchern der hervorragenden Zoologen SHARP¹⁾ und PACKARD²⁾ vertreten. Dieselbe Meinung vertheidigt PAGENSTECHER in seinem Handbuch „Allgemeine Zoologie“, auch was die Arachniden anlangt.

1) SHARP, Insects, V. 1, p. 105, in: Cambridge natural History.

2) PACKARD, A textbook of entomology, 1898, p. 96.

Doch hat man schon seit längerer Zeit auch andern Auffassungen gehuldigt. Schon RÉAUMUR hat in seinen Mémoires¹⁾ darauf hingewiesen, dass bei *Apis mellifica* L. etwa ein 6. Tarsalglied vorkommt, welches die Krallen und das stark entwickelte Luftkissen trägt.

Bei mehreren Autoren späterer Zeit findet sich dieselbe Auffassung, so z. B. in den Arbeiten von POKORSKY²⁾ und von TUFFEN WEST³⁾. Dieser Autor hat nicht nur bei denjenigen Insecten, welche einen unpaarigen Haftlappen besitzen, diese Annahme vertheidigt, sondern auch bei den mit 2 Haftlappen versehenen Fliegen. Er deutete diese als ein tief eingeschnittenes Glied, welches mit den tief zweilappigen Tarsalgliedern von *Curculio* und *Chrysomela*⁴⁾ zu vergleichen wäre. Die Krallen betrachtet er jedoch immer als modificirte Haare „converted into hooks to serve a special purpose“. An anderer Stelle heisst es: „The sustentacula“ (d. h. die krallenähnlichen Borsten am Ende des Tarsus) „of *Epeira*, the analogous structures on the entire under surface of the last tarsal joints in *Pholcus*, the condition of the parts in the hind limbs of *Notonecta* in both is mature and earlier condition, as well as in *Sarcoptes*, *Psoroptes* and some other Acari, all contribute to the proof of this fact“⁵⁾.

Keine geringere Autorität als HUXLEY hat sich in derselben Weise ausgelassen. In seinem Handbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere findet sich in einer Anmerkung die Meinung, dass der sogenannte Pulvillus von *Blatta* als 6. Glied aufgefasst werden müsse. In dem bekannten Buch: „The Cockroach“ von MIALL u. DENNY⁶⁾ haben diese Autoren die Bemerkung HUXLEY's wiederholt und dieselbe wenigstens nicht zurückgewiesen.

Ueber die Krallen selbst finden sich hier und dort auch schon andere Ansichten. So sagt SUNDEVALL⁷⁾, indem er über Fälle spricht,

1) Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, V. 5, Mém. 6, p. 291 (édit. in 4^o, Paris 1740).

2) A. VON POKORSKY JORAVKO, Quelques remarques sur le dernier article du tarse des Hyménoptères, in: Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1844, V. 17, p. 149—159.

3) On the foot of the fly, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 23, 1862, p. 393.

4) in: Journ. Proc. Linn. Soc. London, V. 6, p. 27.

5) On the foot of the fly, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 23, 1862, p. 417.

6) The structure and life history of the Cockroach, 1886, p. 61.

7) Om Insekternas Extremiteter etc., in: Svensk. Ved. Akad. Handl., V. 3, 1860, p. 6.

wo der Fuss bei einem Insect mit einer Kralle enden soll, dass dieselbe hier wohl eher als das 6. Tarsalglied zu deuten wäre. Auch MEINERT scheint in einer neuern Arbeit über Pycnogoniden¹⁾ derselben Meinung zugethan, indem er einen Unterschied macht zwischen zwei- und einkralligen Füßen und in letztern Fällen eine Homologie zwischen dieser Kralle und dem klauenförmigen Endglied („the last, terminal joint of the leg) der Pycnogoniden annimmt.

MILNE-EDWARDS²⁾ behauptet über die Krallen der Insecten im Allgemeinen, dass dieselben mit den Dactylopoditen der Crustaceen zu vergleichen seien („le dernier article du tarse donne insertion à une paire de crochets comparables aux dactylopodites des Crustacés“).

In den neuern Arbeiten über Insectenfüsse, wobei zunächst der Abhandlungen von DEWITZ³⁾, DAHL⁴⁾ und OCKLER⁵⁾ zu gedenken ist, ist in so fern ein Rückschritt erkennbar, als die Theorie des 6. Tarsalgliedes hierin wieder zurückgewiesen oder wenigstens dieselbe als etwas ganz Gleichgültiges betrachtet wird. Namentlich DAHL hat sich in dieser Hinsicht bestimmt ausgesprochen, indem er sagt: „Einige Autoren haben aus den 5 Gliedern 6 machen wollen, indem sie die Krallen mit den oft dazwischen befindlichen Haftorganen als besonderes Glied ansahen. Dahinzu müsste man dann wohl die später zu betrachtende Streckplatte nehmen. Diese Annahme kann auch vollkommen zugegeben werden, man müsste nur den Begriff eines Tarsengliedes etwas weiter fassen. Im Ganzen ist es indessen doch vollkommen gleichgültig, ob man sich dieser oder jener Ansicht zuneigt, und mit Gründen, die man für die eine oder andere beibringt, ist im Grunde genommen nichts gewonnen. Genetisch sind entschieden die Krallen als bewegliche Haare oder Borsten aufzufassen und vielleicht auch die Haftläppchen.“

Gerade letztere Behauptung, welcher ich durchaus nicht zustimmen kann, deutet darauf hin, dass es doch noch nicht so sehr überflüssig ist, die morphologische Seite der Sache so genau wie mög-

1) in: The Danish Ingolf Expedition, V. 3, 1899, p. 9.

2) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, V. 10, 1872, p. 243.

3) Ueber die Fortbewegung der Thiere an senkrechten, glatten Flächen vermittelt eines Secrets, in: Arch. ges. Physiol., V. 33, 1884, p. 440; nebst mehreren kleinern Abhandlungen.

4) Beiträge zur Kenntniss des Baues der Functionen der Insectenbeine, in: Arch. Naturg., Jg. 50, V. 1, 1884, p. 146.

5) Das Krallenglied am Insectenfuss, ibid. Jg. 56, V. 1, 1890, p. 221.

lich zu erforschen, auch wenn es für das Verständniss der Function vollkommen gleichgültig wäre, welcher Auffassung man sich zuneigt.

Die Tabelle von den Haftapparaten, welche sich auf p. 178 der erwähnten DAHL'schen Arbeit findet, hat denn auch gar keinen weitem morphogenetischen Werth. Es werden hierin folgende Fälle unterschieden:

A. Haftapparate an der Fussohle:

- a) ohne Hafthaare (Orthoptera);
- b) mit Hafthaaren (*Forficula*, Coleoptera, *Sialis*).

B. Haftapparate zwischen den Krallen.

- a) mit mittlern Haftlappen: α) mittlerer Haftlappen mit Chitinbogen (1 mit Nebenläppchen, Neuroptera; 2 ohne Nebenläppchen, Hymenoptera); β) mittlerer Haftlappen ohne Chitinbogen (Lepidoptera, *Tipula*);
- b) kein ungepaarter Haftlappen: 1 Haftlappen behaart (Diptera); 2 Haftlappen unbehaart (Hemiptera).

Es ist einigermassen schwer, aus der Arbeit OCKLER's, der wohl am ausführlichsten die distalen Enden vieler Insectenbeine untersuchte, zu entnehmen, welche Ansicht dieser Autor in der uns beschäftigenden Frage hegt. Derselbe hebt allerdings ein „Krallenglied“ gegenüber dem Tarsenendglied hervor, doch scheint er mir ersteres nur als ganz secundäre Sprosse des letztern aufzufassen, indem er z. B. auf p. 231 anführt: „Wie das ganze Bein für eine Ausstülpung vom Stamm erachtet wird, so halte ich die Haftläppchen genetisch ebenfalls nur für eine umgewandelte Ausstülpung der das Tarsenglied abschliessenden und mit den Krallen verbindenden Haut.“ Auch ist es mir unklar, wo er die Grenze zwischen Tarsenendglied und Krallenglied zieht, da von ihm wenigstens noch die später zu betrachtende Streckplatte als zum Tarsenendglied gehörig aufgefasst wird. Es bleibt dann aber für das Krallenglied nicht viel übrig, um so mehr, als er die Krallen selbst als „für bestimmte Zwecke modificirte Borsten“ betrachtet haben will. Dennoch berichtet er selbst auf p. 228, dass die Krallen „die Matrix enthalten“, was mit dieser Ansicht sogleich im Widerspruch steht, wenn man wenigstens den Unterschied versteht zwischen Borste und borstenähnlichem Fortsatz. Der Name „Krallenglied“ scheint mir überhaupt unzweckmässig, da hiermit nur zu oft das letzte Tarsenglied selbst bezeichnet wird, so z. B. in dem bekannten KOLBE'schen Buche: „Einführung in die Kenntniss der Insecten“. Dasselbst findet sich über die Endapparate der Insectenbeine eine Ansicht, welche mir den wirklichen Verhältnissen besser

zu entsprechen scheint als die Mittheilungen der meisten andern Forscher. Es heisst daselbst auf p. 283: „Die Krallen sind an der Oberseite eines sehr kleinen selbständigen Gliedes (Afterglied) eingefügt, welches am Grunde kräftig gebaut, stark chitinisirt und nach vorn meist verlängert ist, um das zwischen den beiden Krallen sichtbare, für viele Insecten wichtige Haftläppchen oder die Afterkralle zu bilden.“ Doch lässt der Autor auf der folgenden Seite wieder mit OCKLER die Haftläppchen durch Ausstülpung des Krallengliedes (d. h. ihres Tarsenendgliedes) entstehen. In Uebereinstimmung hiermit wird auf p. 278 die Zahl der Fussglieder als höchstens 5 angegeben.

Bei diesem Stande der Frage schien es mir nicht überflüssig, eine grössere Anzahl Vertreter der verschiedenen Arthropodengruppen auf diesen Punkt hin zu untersuchen und die verschiedenen Befunde mit einander zu vergleichen. Bei der ungeheuren Menge von Angehörigen dieser Thiergruppe muss die Zahl der untersuchten Formen jedoch immerhin eine relativ geringe bleiben, und ich bin mir wohl bewusst, dass sehr interessante Fälle mir entgangen sein werden. Es lässt sich dies um so eher behaupten, als innerhalb kleiner Abtheilungen das Verhalten oft noch überaus verschiedenartig sein kann. In der sehr ausgedehnten systematischen Literatur finden sich auch mehrmals Angaben über das Ende der Füsse. In der Regel haben sich die Autoren jedoch hier nicht auf solche Einzelheiten eingelassen, dass die Sache für unser Thema genügend behandelt ist. Es wäre natürlich ganz unmöglich, alle die bezüglichlichen Angaben aufzuspüren und richtig zu würdigen; ich habe dieselben nur gelegentlich erwähnt, wo sie mir noch bedeutenderes Interesse zu haben schienen.

Ehe ich nun die von mir untersuchten Fälle in systematischer Anordnung anführe, scheint es mir wünschenswerth, zunächst in Kurzem ein paar Fälle näher zu beschreiben, zur Erörterung der gebrauchten Termini, welche meistens von DAHL und OCKLER eingeführt wurden.

Zunächst möge hier als Beispiel eines einkralligen Fusses *Pediculus* (Fig. 24) behandelt werden. Wir unterscheiden hier an dieser Kralle einen obern und einen untern Rand; der untere ist proximalwärts durch eine membranöse Strecke (die Strecksohle, OCKLER) von einer mit besonders dicker Chitinschicht bedeckten, schuppig befelderten Partie (der Streckplatte, DAHL) getrennt. Bei der Bewegung der Kralle gleitet diese Streckplatte über den ebenfalls stark verdickten, nach innen umgebogenen Fortsatz der Ventralseite des letzten Tarsalgliedes hinweg. Letztere verdickte Stelle trägt den Namen Gleitfläche.

Ausser diesen beiden untern Gelenkflächen finden wir zwei eben solche an der Oberseite. Es wird hier das Gelenk einerseits durch das obere Ende der Kralle selbst, andererseits durch einen besondern Höcker (den Gelenkhöcker) am letzten Tarsalglied gebildet. Letzterer ist ein nach vorn vorspringender Fortsatz am obern Ende des betreffenden Gliedes. Die Sehne des einzigen Muskels, welche hier wie bei allen Insecten die Bewegung der Krallen bewerkstelligt, ist mit dem proximalen Ende der Streckplatte verbunden. Beim Zusammenziehen des Muskels wird also die Kralle gebogen; zur Streckung der Kralle genügt die eigene Elasticität der verschiedenen Theile ¹⁾. Die genannte Sehne durchzieht alle Fussglieder und die Schiene und geht erst im Schenkel in einen am Grunde des Schenkels angehefteten Muskel über (KOLBE).

Wo, wie in Fig. 11 von *Periplaneta americana*, 2 Krallen vorhanden sind, thun dieselben sich bei genauerer Betrachtung als Anhänge einer unpaarigen Medianpartie des Endapparats dar. An letzterer findet sich unterseits, wie im vorigen Falle, die Streckplatte, und auch die Gleitfläche ist an der entsprechenden Stelle vorhanden. Die Oberseite dieser Partie geht aber als eine dünne Membran in die Oberseite des letzten Tarsalgliedes über. Der Gelenkhöcker an letzterm ist hier am Ende gegabelt, wodurch für je eine Kralle eine Gelenkfläche gebildet wird.

Ein medianer Längsschnitt (Fig. 12) trifft hier also nicht die Krallen selbst, sondern die dünne Membran, welche die Oberseite der genannten Medianpartie bildet. Nur ausnahmsweise kommen hierin stärker chitinisirte Stellen vor, so z. B. namentlich bei mehreren Hymenopteren. Die Medianpartie setzt sich distalwärts sehr oft in ein sehr verschiedenartiges Gebilde fort, namentlich oft in ein als Haftapparat fungirendes Kissen. Von den verschiedenen Namen, mit denen dieser Fortsatz bezeichnet wird, wie Empodium, Pulvillus, Arolium, Palmula, Plantula, Onychium u. s. w., scheint mir der Name Empodium, als wenig präjudicirender, der zweckmässigste zu sein. Die Function dieses Empodiums kann sehr verschiedenartig sein. Zwischen Streckplatte und Empodium findet sich wieder die Strecksohle, zu beiden Seiten der Medianpartie kommt oft je ein lappenförmiger Anhang vor, welche beide auch vielfach als Haftapparate von Nutzen sind. Diese, als Pulvilli, Arolia u. s. w. unterschiedenen Gebilde

1) Ich muss hier darauf hinweisen, dass in PACKARD's Textbook of Entomology in fig. 233 noch die namentlich mit Hinsicht auf die Krallenbewegung unrichtige Abbildung von STRAUS-DÜRKHEIM ange-
troffen wird. Es giebt eben keinen „Extensor“ der Kralle.

schlage ich vor einstweilen als Seitenläppchen (*Lobuli laterales*) zu bezeichnen.

Obgleich ich erst nach Mittheilung der Befunde selbst die Begründung für diese Ansicht geben werde, will ich hier gleich bemerken, dass die Medianpartie mit ihren Anhängen von mir als besonderes Glied betrachtet wird, für welches ich den Namen *Praetarsus* vorschlage. Der gebräuchliche Terminus *Metatarsus* für das auf die Schiene folgende Tarsalglied lässt das Prädicat *prae* oder *pro* gewünscht erscheinen. Ich habe „*Praetarsus*“ gewählt, weil der Name *Protarsus* nach Analogie mit *Prothorax* eher dem letzten Tarsalglied selbst zukommen möchte. Ueberdies wird der Name *Protarsus* schon für das proximale Tarsalglied der Arachniden gebraucht. Das Endglied betrachte ich, wie weiter unten dargelegt werden wird, nicht einmal als einen Abschnitt des Tarsus, sondern als ganz selbständige Beinabtheilung.

Es möge jetzt die Darlegung meiner Befunde folgen.

Die *Thysanura* zeigen den *Praetarsus* schon ganz deutlich und von gewöhnlicher Bildung. Die Streckplatte ist namentlich bei *Lepisma* (Fig. 1, 2) stark entwickelt und fällt durch ihre gelbe Farbe sehr in die Augen. Auch der Gelenkhöcker ist vorhanden. Das *Empodium* ist bei *Lepisma* krallenartig und articulirt auch mit dem Gelenkhöcker. Bei *Campodea* (Fig. 3) ist alles viel zarter, und das *Empodium* fehlt, dagegen findet sich hier vor der Wurzel der Krallen jederseits ein feines Haar, welches schon von MEINERT angegeben wurde¹⁾. Dieses Haar sitzt eben an der Stelle, wo sonst oft die Seitenläppchen zu finden sind, so dass es vielleicht als Homologon von diesen Organen zu betrachten ist, welche Auffassung noch dadurch gestützt wird, das bei einer ostindischen *Thysanure* (*Lepidocampa weberi* OUDEM.) nach OUDEMANS²⁾ jederseits ein borstiges Organ nachweisbar ist, „welches in der Gestalt einigermaassen mit Weidenkätzchen zu vergleichen ist. Jede einzelne Borste eines solchen Organs hat eine etwas angeschwollene Spitze“.

Nach GRASSI finden sich bei *Nicoletia* 3 Krallen; es besteht hier also wohl dasselbe Verhalten wie bei *Lepisma*. *Iapyx* hat nach OUDEMANS 2 Krallen und ein kleines *Onychium* (*Empodium*); letzteres fehlt bei *Machilis*.

1) On the Campodeae, a family of Thysanura, in: Ann. Mag. nat. Hist., (ser. 3) V. 20, 1867, p. 361—378.

2) in: WEBER, MAX, Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, V. 1, p. 77, tab. 7, fig. 8.

Ein sehr eigenthümliches Verhalten zeigen die Collembola (Fig. 4—7). Der am proximalen Ende einfach abgerundete Praetarsus ist nur wenig in das letzte Tarsalglied zurückgezogen und zeigt keine eigentliche Streckplatte. Es liegt hier offenbar ein primitiver Zustand vor, wie er auch bei Insectenlarven (z. B. bei *Limnophilus*, Fig. 34) angetroffen wird. Am distalen Ende zeigen sich unter einander zwei Gebilde, welche meistens als die Krallen gedeutet werden. Während kein Grund vorhanden ist, die obere nicht als echte Kralle zu betrachten, trifft diese Bezeichnung für die untere aber offenbar nicht zu. Es liegt nahe, hierin das Empodium zu erblicken; genaue Beobachtung der Lagerungsverhältnisse zeigt jedoch, dass dieses Gebilde nicht in der Medianlinie liegt, sondern etwas nach aussen. Die ventrale Medianlinie endet mit einem kleinen Höcker, welches mir als das rudimentäre Empodium zu deuten zu sein scheint. Dann wäre aber die Nebenkralle ein laterales Gebilde, vielleicht mit den Seitenlappchen homolog. Wie gewöhnlich ist der ganze Praetarsus ein einheitliches Organ, die „Nebenkralle“ ist also nicht der echten Kralle gegenüber beweglich. Die Linie, welche in vielen Abbildungen von Collembolen-Füssen quer über die Wurzel der grössern Kralle verläuft, ist bloss eine Falte beim Uebergang des Basaltheils des Praetarsus in die Kralle.

Bei *Podura*, *Anurida*, *Xenylla*¹⁾ z. B. fehlt die Nebenkralle. Bei *Sminthurus* trägt sie einen langen Anhang.

In den Abbildungen, welche viele Forscher über diese Abtheilung ihren Arbeiten beigeben, scheinen mir die Theile des Endgliedes nicht immer genau gezeichnet zu sein, was aber für das ihnen vor Augen stehende Ziel von geringer Wichtigkeit ist. Vielfach macht es den Eindruck, als ob die sog. obere und untere Kralle beide beweglich an einem gemeinsamen Grundstück angeheftet wären, in andern Fällen scheint nur eine von beiden mehr selbständig zu sein. Obgleich ich nicht viele Collembolen untersucht habe, scheint es mir doch sehr unwahrscheinlich, dass darunter so sehr verschiedene Verhältnisse vorkommen werden, wie die Abbildungen vermuthen liessen. Relativ sehr gut sind die von HARALD SCHÖTT²⁾. Wir finden hier in fig. 13, 15, 19 von tab. 16 und in fig. 29 von tab. 17 auch Andeutungen des auch von mir beobachteten Höckers, welchen ich für

1) Vergl. FOLSOM, Japanese Collembola, in: Bull. Essex Inst., V. 29, 1897, fig. 13.

2) North American Apterygogenea, in: Proc. California Acad. Sc., (ser. 2) V. 6, p. 169.

das eigentliche Empodium halte. In fig. 15 von tab. 16 und fig. 29 und 32 von tab. 17 dagegen erscheint die obere Krallen wieder sehr selbständig.

Das letzte Tarsalglied umgibt jederseits lappenartig den Praetarsus. Bei vielen Collembolen finden sich bekanntlich am letzten Tarsalglied Haare, welche an der Spitze kolbenartig erweitert sind.

Die Dermaptera geben zu wenigen Bemerkungen Veranlassung. Der Praetarsus ist hier meistens weit in das letzte Tarsalglied zurückgezogen, das Empodium meistens klein, nur ausnahmsweise (z. B. bei *Pygidicrana*, *Spongiphora*) als Haftlappen entwickelt.

Auch bei den Agnatha (Fig. 8) tritt das letzte Fussglied nur wenig aus dem 5. Tarsalglied hervor; ein Empodium fehlt. In dieser Ordnung ist, wie bekannt, oft je eine der Krallen in einen Haftlappen umgewandelt. Es hat sich hierfür die Unterseite sehr in die Breite entwickelt, während auch an der Oberseite die Chitinschicht verhältnissmässig dünn geblieben ist. Haare finden sich an der Unterseite dieses „Haftlappens“ nicht. Bisweilen kommt auch überhaupt an bestimmten Füßen nur eine Krallen vor [z. B. männliche Vorderfüsse von *Chloeon dimidiatum* СТЕПН.]¹⁾.

Auch bei den Odonata (Fig. 9) wird der Praetarsus, sowohl bei den vollkommenen Insecten wie auch bei den Larven, fast nur durch die Krallen vertreten. Ein Empodium ist nicht entwickelt. Die starke Streckplatte ist quer gerippt.

Deutlicher als selbständiges Organ entwickelt ist der Praetarsus der Plecoptera. Es endet hier die gekörnelte Streckplatte in einen unbehaarten Haftlappen. Zwischen diesem und der Streckplatte stehen 2 starke Borsten (*Chloroperla grammatica* PODA., *Nemura variegata* OL. [Fig. 10]).

Bei den Orthopteren (Fig. 11, 12) findet sich in mehreren Fällen ein als Haftlappen fungirendes Empodium, so z. B. bei den Acridiiden, den Phasmiden und den meisten Blattiden. Dieser Haftlappen pflegt unten unbehaart zu sein, während die Oberseite mit zerstreuten Härchen bedeckt ist. Bei Mantiden, Locustiden und Grylliden und unter den Blattiden bei *Blabera*, *Monachoda*, *Panesthia*, *Heterogonia* u. a. fehlt der Haftlappen. *Panesthia* zeigte mir auch überhaupt keine Spur vom Empodium. Bei *Periplaneta* findet sich zwischen Haftlappen und Streckplatte eine starke Borste.

1) LUBBOCK, On the development of *Chloeon dimidiatum*, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 25, 1866, p. 484.

Was die Corrodentia anlangt, so zeigte sich bei *Clothilla* und *Psocus* (Fig. 13, 14) das gleiche Verhalten. Bei beiden Gattungen ist der Praetarsus ziemlich selbständig. Das Empodium fehlt. An der Stelle, wo bei vielen Insecten die Seitenlappchen auftreten, steht hier ein borstenähnlicher Fortsatz, wie er z. B. an derselben Stelle auch bei *Campodea* auftritt.

Der Gelenkhöcker fällt durch bedeutende Länge auf. Am Innenrande der Krallen, nahe der Basis, steht je ein kolbiges Haar. Die Streckplatte ist zweireihig gerippt.

Auch bei *Termes* fehlt der Haftlappen.

Das in eigenthümlicher Weise modificirte Fussende der Thysanoptera ist besonders von JORDAN¹⁾ eingehend untersucht worden. Dieser Forscher hat nachgewiesen, dass dasselbe besonders durch die Möglichkeit des Aus- und Einstülpens des Haftlappens von dem gewöhnlichen Verhalten abweicht. Ueberdies sind die Krallen, namentlich bei den erwachsenen Thieren, mit diesem Haftlappen fast ganz verschmolzen und nur noch als Doppelspange erkennbar. JORDAN weist mit Recht darauf hin, dass auch schon bei Cicadellinen sich eben solches, wenngleich weniger ausgesprochen, vorfindet. Aus seinen figg. 46—58, welche hier besonders von Interesse sind, kann ich nichts herausfinden, was der Betrachtung des Blasenapparats als besonderes Glied widerspricht. Wenn JORDAN meint, es sei unrichtig, dasselbe als 3. Tarsalglied zu deuten, so kommt dies daher, dass er die Homologie mit der Krallen tragenden Partie der übrigen Insecten erkannte und diese Partie überhaupt nicht als besondern Beinabschnitt betrachtet.

Sehr verschiedenartige Zustände treten bei den Hemiptera auf. Als Beispiele von complicirt gebildetem Praetarsus mögen *Carpocoris baccarum* F. (Fig. 15) und *Pyrrhocoris apterus* L. (Fig. 16) angeführt werden. In diesen Fällen ist der Praetarsus deutlich als besonderes Glied erkennbar. Die zweireihig gerippte Streckplatte endet in eine in der Mitte eingeschnittene Platte, welche 2 lange Borsten trägt. Es sind hier 2 unbehaarte Haftlappen vorhanden, welche in auffälliger Weise mit der Krallenwurzel articuliren. Der Gelenkhöcker des letzten Tarsalgliedes ist relativ lang.

Bei *Calocoris bipunctatus* L. und *Cyllocoris histrionicus* L. (Fig. 18), welche ich zunächst untersuchte, finden sich nun von den Haftlappen nur geringe Spuren; es ist nämlich an der Unterseite der

1) Anatomie und Physiologie der Physapoda, in: Z. wiss. Zool., V. 47, 1887, p. 564.

Krallenwurzel ein weiches Lappchen entwickelt, welches mir hier das Homologon der Haftlappen zu sein scheint. Es wären somit in dieser Ordnung die Haftlappen Anhänge der Unterseite der Krallen, also in der Ursprungsstelle verschieden von den Seitenlappchen anderer Insecten. Ich möchte daher die Hemipteren-Haftlappchen als *Lobuli unguiculares* unterscheiden.

Sowohl bei *Cyllocoris* wie bei *Calocoris* sind die beiden Borsten, welche sich am Ende des Empodiums vorfinden, eigenthümlich entwickelt. Es sind dieselben hier nämlich stark abgeplattet; bei *Calocoris* (Fig. 17) haben sie eine dreieckige, bei *Cyllocoris* eine unregelmässige Form.

Harpactor iracundus SCOP. (Fig. 19) zeigt von den Haftlappen keine Spur. Die Krallen haben hier an der Innenseite einen starken Zahn. In Fig. 19 ist die eine Kralle nahezu losgelöst dargestellt, wodurch der hier fast eine gerade Linie bildende mediane Oberrand des Praetarsus sichtbar wird. Die Borsten am Ende des Empodiums sind hier einfach cylindrisch.

Die im Wasser lebenden Hemipteren zeigen ein kleines, wenig vortretendes Endglied. Nur die Krallen sind gut entwickelt [Mittel- und Hinterbeine von *Hydrometra* ¹⁾, *Naucoris* (Fig. 20), *Nepa*]. Das Empodium ist klein und trägt am Ende 2 kleine, auffällige Borsten (*Naucoris*). Bekanntlich sind die Vorderbeine bei diesen Thieren oft stark modificirt. Bei *Naucoris* und *Nepa* z. B. folgt hier auf den Schenkel ein krallenähnlicher Abschnitt, der nahe am Ende noch eine Articulation aufweist. Es ist hier aber die Zahl der Beinabschnitte ebenso reducirt wie z. B. bei den Vorderfüssen der *Lycaena*-Männchen, und es lässt sich ohne umfassende vergleichende Untersuchungen verwandter Formen nicht sagen, mit welchen Theilen die hier vorhandenen Glieder homolog zu stellen seien. Jeden Falls enthält hier der ganze krallenähnliche Abschnitt keine Muskeln. Ob also die geläufige Annahme, dass dieses Glied der Hauptsache nach der Schiene homolog und das Endglied als einziges Tarsenglied, also ohne Krallen, aufzufassen sei, scheint mir zweifelhaft. Bei *Naucoris* schienen mir an der Basis der vermeintlichen Schiene auch Spuren ganz rudimentärer Glieder vorhanden zu sein. In letzterer Gattung finden sich an

1) Ich will hier bemerken, dass in der DAHL'schen Arbeit (in: Arch. Naturg., Jg. 50, V. 1, 1884) in der Tafelerklärung eine Verwechslung zwischen den Figuren von *Hydrometra* und *Scatella* stattgefunden hat.

Schienen und Tarsus starke Dornen, welche dieselbe Farbe wie die Krallen haben und diesen auch sonst sehr ähnlich sehen, weshalb TUFFEN-WEST sie als Vorläufer derselben ansieht. Doch sind sie nur als besonders entwickelte Haare aufzufassen, was aus der Weise hervorgeht, in welcher sie in der Haut eingepflanzt sind.

Belostoma hat an den Vorderfüßen nur eine einzige Kralle. Die letzten Tarsenglieder sind an diesen Füßen bedeutend verkürzt.

Eigenthümlich ist das Endglied bei der mir nicht zugänglichen Gattung *Halobates*. Wie aus den bezüglichen Angaben in der Literatur erhellt, sollen hier die Krallen an den Vorderbeinen in der Mitte des letzten Tarsalgliedes eingepflanzt sein, während sie bei den Mittel- und Hinterbeinen der Spitze näher gerückt sind. Nach den figg. 1, 5 und 13 auf tab. 3 der Abhandlung von BUCHANAN WHITE¹⁾ wird dieses Verhalten wohl bloss durch die Dorsalverlängerung des letzten (d. h. hier des 2.) Tarsalgliedes verursacht. Auf ein Empodium bezieht sich wohl der in derselben Abhandlung²⁾ befindliche Satz: „From between and a little behind the claws arises a thin ribbonlike process about as long, but only half as broad, as the claws, curved backwards, equally wide and thin throughout, and truncate at the apex. The use of this process is unknown.“

Unter den Hemiptera Homoptera ist zunächst bei den Cicaden das Endglied dadurch vereinfacht, dass vom Haftlappen jede Spur fehlt. Die Streckplatte ist hier körnig. Bemerkenswerth ist die That-sache, dass auf der Oberseite des Praetarsus, zwischen den Krallen, einige starke Borsten vorhanden sind.

Dagegen sind bei *Aphrophora* und *Tettigonia* (Fig. 21—23) die Haftlappen wieder sehr bedeutend entwickelt; in letzterer Gattung hat fast die ganze Unterseite der Kralle an der Bildung der Haftlappchen Antheil.

Die Krallen tragen bei *Aphrophora* einige starke Borsten.

Die einzige Kralle von *Pediculus* (Fig. 24) ist sehr gross; oberseits articulirt sie mit einem stark entwickelten Gelenkhöcker des Tarsengliedes. Streckplatte und Gleitfläche sind normal gebildet. Die Unterseite des Tarsengliedes endet mit einem weichen, farblosen, lappenförmigen Anhang.

Besonders deutlich war hier in der Kralle eine Trachee sichtbar.

1) On the pelagic Hemiptera coll. by the Challenger Expedit., in: Results Challenger Exped., V. 7, 1883.

2) l. c. p. 46.

Den zwei- bis viergliedrigen Füßen der männlichen Strepsipteren fehlt jede Spur von Krallen (KOLBE). Nach einer Figur WESTWOOD's folgt jedoch auf das letzte Tarsalglied eine Art Haftlappen, welcher hier wohl den Praetarsus vertritt.

Bei den Neuropteren finden sich wieder verschiedenartige Verhältnisse. So hat *Sialis lutaria* L. (Fig. 25) wieder einen fast auf die Krallen reducirten Praetarsus, indem das Empodium hier sehr klein bleibt. Letzteres trägt am Ende ein kurzes Haar. In dieser Gattung ist das 4. Tarsalglied scheibenförmig und hat wohl die Function des Haftlappens übernommen. Auch bei *Rhaphidia* und *Corydalis* ist das Empodium sehr unbedeutend entwickelt.

Das Empodium der *Hemerobiidae* dagegen ist sehr breit; die Unterseite ist nur am distalen Ende mit feinen, kurzen Härchen besetzt. Hinter der gekörneltten Streckplatte war das Empodium von 2 schief nach aussen gerichteten Chitinstreifen gestützt, welche je 3—4 Borsten tragen.

Das 5. Tarsalglied ist an der Unterseite stark verkürzt. Druckborsten fehlen. Der Gelenkhöcker ist auffallend breit und dunkel gefärbt (*Chrysopa*, Fig. 26, 27; *Hemerobius*, Fig. 28).

Auch bei *Mantispa pusilla* (Fig. 29) ist der Haftlappen (das Empodium) sehr breit; die ganze Unterseite ist hier mit zahlreichen kurzen Härchen besetzt, welche aber am Ende spitz sind, also keine eigentlichen Hafthaare darstellen. Die nach oben umgeschlagenen Seiten des Pulvillus zeigen schuppenartige Zeichnung.

Bei *Nemoptera* fehlt das Empodium.

Dasselbe ist auch bei den *Myrmeleontidae* (Fig. 30) wenig entwickelt. Nur am Ende sind einige Borsten vorhanden. Denselben Zustand bietet *Ascalaphus* dar (Fig. 31).

Das Empodium von *Panorpa communis* L. (Fig. 32) zeigt Aehnlichkeit mit dem von *Mantispa*, wie aus Vergleichung der Figg. 29 und 32 erhellt. Der breite Haftlappen ist hier aber unterseits nur an der Wurzel behaart. Die Oberseite trägt zahlreiche kurze Haare. Sehr entwickelt ist hier die Strecke, welche zwischen Haftlappen und der Streckplatte liegt (die Strecksohle OCKLER's), sie wird von 2 quer verlaufenden parallelen Chitinstäben gestützt. Von den Seitenlappchen findet sich hier nur eine Spur.

Bei den Trichopteren (Fig. 33) endet das Empodium mit einem unbehaarten Haftlappen, der von einem Chitinring gestützt wird. Es finden sich hier zuerst gut entwickelte, jederseits behaarte Seitenlappchen von länglich dreieckiger Form. Bisweilen kommt

in der Mitte der Strecksohle eine kurze, aber starke Borste vor (*Limnophilus*). Die Streckplatte ist schuppig befledert, die Strecksohle und die Seitenlappen sind gleichmässig fein behaart. Am oberen Ende des letzten Tarsalgliedes steht eine lange Borste, welche also zwischen den Krallen hervorragt. Im Ganzen ist die Uebereinstimmung mit den Lepidopteren sehr gross.

Bei den Trichopterenlarven (Fig. 34, 35) enden die Beine mit einer einzigen Kralle. Eine eigentliche Streckplatte ist hier noch nicht entwickelt; das proximale Ende des Praetarsus erinnert an das Verhalten bei den Collembolen. Die Kralle kann an der Unterseite eine Borste tragen, z. B. bei *Enoicyla pusilla* BURM. Hier ist die Kralle der Vorderbeine so lang wie das einzige Tarsalglied. An letzterm, wie auch an der Schiene und am Thorax selbst, kommen sehr lange, schwarze Tasthaare vor.

Die Lepidopteren zeigen fast dasselbe Verhalten wie die Trichopteren. Dass sich hier gewöhnlich ein grosser medianer Haftlappen findet, welcher von einem Chitinring gestützt wird, ist schon von DAHL und OCKLER mitgeteilt. Die Unterseite dieses Haftlappens ist nackt. Relativ wenig entwickelt ist derselbe bei *Vanessa*, während er in den Gattungen *Papilio*, *Colias*, *Parnassius* u. s. w. ganz fehlt.

Die Seitenlappchen sind meistens gut entwickelt; breit und am Rande tief eingeschnitten zeigten sie sich bei *Luperina* (Fig. 39—41), *Cidaria*, *Eurrhypara* (Fig. 37), *Micropteryx*, *Aciptilia*; zwei- oder dreispaltig bei *Arctia caja* (OCKLER), nach DOYÈRE¹⁾ zweispaltig bei *Heliconius callicopis* CRAM. und *Cethosia (Colaenis) julia* F., schmal und sehr lang bei *Vanessa* und *Pyrameis* (Fig. 42). Dagegen fehlen sie bei *Papilio*, *Parnassius* u. a.

Die Dorsalseite des Praetarsus trägt zwischen der Krallenwurzel bei mehreren Lepidopteren eine lange Borste (*Micropteryx calthella* L., *Aciptilia xanthodactyla* TR. [Fig. 38], *Eurrhypara urticata* L. [Fig. 37], *Cidaria fluctuata* L., *Luperina monoglypha* HFN., *Pieris rapae* L.). Bei letzterer Art ist dieselbe aber relativ kurz und erreicht nicht die halbe Länge der Krallen.

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint auch bei Raupen bisweilen eine Art Pulvillus vorhanden zu sein. In SUNDEVALL's Abhandlung über die Extremitäten der Insecten²⁾ findet man dies schon angegeben,

1) Observations sur quelques genres d'Hémiptères et de Lépidoptères, in: Ann. Soc. ent. France, 1837, p. 261.

2) Om Insekternas Extremiteter u. s. w., in: Svensk. Vet. Akad. Handl., V. 3, 1860, p. 6.

indem er sagt, die Raupen haben einen „klo, som ar enkel, man ofta undertill forsed med et litet bihang, ungefähr sasom pulvilli hos de utbildade Insekterne“. Die genauere Untersuchung zeigte mir jedoch, dass es sich in diesen Fällen bloss um Anhänge des Tarsalgliedes handelte. Dieses trägt nämlich mehrere Borsten, von welchen oft einige ausserordentlich in die Breite entwickelt sind. Bei *Harpyia vinula* L. fand ich 1, bei *Euchelia jacobaeae* L. (Fig. 43) 3, bei *Abraxas grossulariata* L. 2 solche Borsten. Der Praetarsus selbst erscheint immer bloss als einfache Kralle, ohne besonders ausgezeichnete Streckplatte.

Bei den Coleopteren ist der Praetarsus meistens stark in das Tarsenglied zurückgezogen. Wohl am meisten möchte dies bei Curculioniden der Fall sein, wo es an der Wurzel oft sowohl ober- als unterseits von Fortsätzen dieses Gliedes umklammert wird (man vergl. Fig. 44 von *Protocerius colossus* OLIV.). Ausserdem sind hier die Krallen an der Wurzel „verwachsen“. Das Empodium zeigt gewöhnlich keine bedeutende Entwicklung und hat meistens gar keine Bedeutung als Haftorgan. Am Ende kamen oft einige Borsten vor (*Hydrophilus piceus* L.). Nach OCKLER soll es bloss bei den sehr kleinen Trichopterygiden als Haftorgan fungiren. Bei *Trichopteryx* fand ich aber, dass es haarförmig ist und am Ende spitz; dagegen ist es bei *Ptenidium evanescens* MARSH (Fig. 45) am Ende kolbenartig erweitert.

Bekanntlich sind bei mehreren Lamellicorniern die Krallen ungleich gross (Fig. 46); bisweilen ist nur eine Kralle übrig, so z. B. an den Hinterbeinen von *Hoplia*. Die einzige Kralle besitzt hier jedoch 2 Gelenkhöcker. Auch die Pselaphiden haben nur eine Kralle.

Bei einigen Mordelliden und den meisten Melyriden kommt unter den Krallen je ein häutiges Läppchen vor (*Dasytes plumbeus* MÜLL., Fig. 47). Besonders stark entwickelt ist dasselbe bei *Psilothrix nobilis* GYLL. (Fig. 48). Es sind hier überdies die Krallen ungleichartig entwickelt; die eine Kralle ist normal und hat an ihrer Unterseite das häutige Läppchen, während die andere ganz in die Bildung dieses Läppchens mit hineingezogen wurde und selbst mit dünner Chitinschicht bekleidet ist. Nur an der Wurzel der Oberseite ist dieselbe bedeutender entwickelt und schwarz. Dieser Haftlappen ist unten ganz nackt, oberseits mit wenigen kurzen, steifen Härchen besetzt. Es hat hier somit eine eben solche Umbildung der Kralle stattgefunden, wie sie auch einem Theil der Ephemeriden-Krallen eigenthümlich ist.

Ueber die sogenannten „gespaltenen Krallen“ von *Meloë* hat

OCKLER schon richtig bemerkt, dass hier die Nebenkralen, wenngleich in ihrer Form und Beschaffenheit den eigentlichen Krallen ähnlich, doch wegen ihrer Stellung eher den Seitenläppchen der Lepidopteren zu vergleichen sind. Ich möchte noch hinzufügen, dass sie nicht, wie OCKLER¹⁾ anführt, am Grunde mit den eigentlichen Krallen verbunden sind, sondern sich, wie aus Fig. 49 und 50 erhellt, selbständig aus dem häutigen Seitentheile des Praetarsus erheben, was ihre Homologie mit echten Seitenläppchen noch wahrscheinlicher macht. Fig. 50, welche sich auf *Netica* bezieht, zeigt überdies, dass bei dieser mit *Meloë* verwandten Gattung die Nebenkralen gar nicht krallenartig sind, sondern weiche, am Ende stumpfe Läppchen darstellen, also schon sehr den Seitenläppchen von gewissen Lepidopteren ähnlich sind. Das Empodium ist hier nur als unscheinbarer Höcker vorhanden.

Ich will noch darauf hinweisen, dass bei Curculioniden das Endglied oft durch die Anwesenheit eigenthümlicher Borsten complicirt wird. So zeigt Fig. 51 am Praetarsus von *Sitona lineatus* L. 2 breite, platte Borsten, welche je in der Aussenseite einer Kralle eingepflanzt sind. Das Empodium ist bei dieser Art am Ende zweihörnig; jedes Horn hat einen langen, haarförmigen Fortsatz.

Bekanntlich fehlt bei *Anoplus plantaris* NAEZ. (Fig. 53) der Praetarsus ganz; das scheibenförmige letzte Tarsalglied ist an der Unterseite mit vielen Hafthaaren besetzt.

Was die Larven der Coleopteren betrifft, so haben diese gewöhnlich nur je eine Kralle an den Beinen, so z. B. die Larve von *Melolontha*. Eine besondere Streckplatte ist hier nicht entwickelt.

2 Krallen kommen bei Carabiden- und Dytiscidenlarven vor; bei *Dytiscus* (Fig. 52) fand ich die Streckplatte klein, aber doch deutlich erkennbar; das kleine Empodium endet mit 2 Borsten, welche bei *Dytiscus* selbst kurz sind; länger fand ich sie bei einer andern Dytiscidenlarve, von welcher ich nicht weiss, zu welcher Gattung sie gehört.

Es ist hier der Ort, die eigenthümlichen Verhältnisse der Meloidenlarven zu erwähnen. Es wurde früher behauptet, dass bei den jüngsten Larven 3 Krallen vorhanden seien, weshalb diesen Thierchen auch der Name *Triungulinus* beigelegt wurde. Der Zeit war man über ihre weitere Entwicklung noch ganz im Unklaren. Die Untersuchungen

1) Das Krallenglied am Insectenfuss, in: Arch. Naturg., Jg. 56, V. 1, 1890, p. 260.

von RILEY und BRAUER haben aber gelehrt, dass es sich hier immer um eine eigenthümlich modificirte Krallen handelt. BRAUER¹⁾ unterscheidet nach dem Verhalten dieser Krallen zwei Gruppen. In der ersten besitzen die Larven scheinbar 3 ungleich lange Klauen, d. h. eine grosse Klaue, an welcher am Grunde hinter einander je eine klauenförmige Borste entspringt (es gehören hierzu die Larven von *Sitaris*, *Mylabris*, *Epicauta*, *Lytta*).

In der zweiten Gruppe, welche nur *Meloe* selbst umfasst, haben die Larven eine lange, am Ende lanzettförmig erweiterte, etwas abwärts gebogene mittlere Klaue und 2 gleich lange (eine jederseits), hakenförmige, kürzere Seitenklauen, die etwas aus- und abwärts gebogen sind und mit der mittlern einen Dreizack bilden. Die Seitenklauen bilden durch ihren verwachsenen Grund den Ansatz der Mittelklaue. Auf p. 139 fügt BRAUER noch zum Ueberfluss hinzu, dass nach dieser Deutung die Meloidenlarven also im Grunde nur eine Klaue haben und dass die 3 scheinbar selbständigen Klauen im gleichen Sinne und gleichzeitig an einem Beine bewegt werden.

Complicirter als bei den Coleopteren ist der Praetarsus der Hymenopteren gebildet. Gewöhnlich tritt er hier besonders deutlich als selbständiges Glied auf; zwischen den Krallen findet sich der Regel nach ein grosser, unten nackter Haftlappen. Besonders eigenthümlich ist in dieser Ordnung die grosse Entwicklung der Oberseite des Praetarsus. Es findet sich hier fast immer zwischen der Krallenwurzel eine mit dicker Chitinschicht versehene Region, welche mehrere und oft starke Borsten trägt. Es ist dies die Stützplatte OCKLER'S (= „Druckplatte“ DAHL'S). Bei *Formica* trägt dieselbe 2 starke Borsten, bei *Bembex* (Fig. 54) und *Vespa* (Fig. 58) 2 eben solche und überdies viele kleinere. Gross und mit vorspringenden Spitzen versehen ist diese Platte bei *Bombus*. Besonders entwickelt ist diese Region aber bei den *Pompilidae* (Fig. 55–57). An der Oberseite zeigt dieselbe hier einen Anhang in der Form einer ovalen Scheibe, deren Inneres durch ein ovales Loch mit dem Innern des Praetarsus selbst in offener Communication steht. Diese Platte, welche von OCKLER Schutzplatte genannt wurde, besitzt am distalen Rande eine Reihe starker Borsten. Wenn OCKLER sagt: „Bei diesen (d. h. den Pompiliden) ist die obere Stützplatte der Haftlappchen nicht direct am Krallenhöcker eingelenkt, sondern mit der Unterseite einer abge-

1) Ueber die Verwandlung der Meloiden, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, V. 37, 1887, p. 640.

Zool. Jahrb. XIV. Abth. f. Morph.

rundeten, flachschaligen Platte fest verwachsen, die ihrerseits am Krallenhöcker beweglich befestigt ist“, so kann ich seiner Auffassung in so fern nicht beistimmen, als mir diese „Schutzplatte“ bloss eine nach vorn vorspringende Falte auf der Mitte der Dorsalplatte des Praetarsus zu sein scheint, wie es der Längsschnitt (Fig. 57) sogleich zeigt. Der mit dem Krallenhöcker articulirende Theil ist also auch hier der Hinterrand dieser Dorsalplatte.

Der Haftlappen von *Bombus* (Fig. 59) ist verhältnissmässig klein, sonst normal gebildet¹⁾.

Bei vielen Hymenopteren tragen die Krallen starke Borsten (z. B. bei *Formica*, *Vespa*, *Bombus*).

Sehr einfach ist das Verhalten der Puliciden (Fig. 60). Es ist hier weder vom Empodium noch von Seitenlappchen eine Spur vorhanden. 2 dicke, kurze Borsten stehen am untern Ende des letzten Tarsalgliedes.

Die Dipteren habe ich eingehender als die übrigen Ordnungen untersucht. Es wurde dies zunächst dadurch veranlasst, dass ich mich seit mehreren Jahren mit der Untersuchung der niederländischen Dipteren beschäftige und mir also reiches Material zu Gebote stand, dann auch, weil viele Dipterenfamilien nur kleinere Thiere enthalten, welche mit Hinsicht auf unser Thema nur erst sehr unvollständig bekannt sind, obgleich gerade die Beschaffenheit des Fussendes als Familiencharakter bisweilen, so z. B. in den Auseinandersetzungen OSTEN-SACKEN's, eine Rolle spielt. Doch zeigt auch dieses Fussende hier eine so verschiedenartige Bildung, dass die genauere Untersuchung nicht überflüssig erscheint. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass das letzte Fussglied der Dipteren in der Regel sehr deutlich als selbständiges Organ auftritt. Die Streckplatte, die Gleitsohle und das Empodium lassen sich meistens ohne Mühe erkennen; in der Regel sind 2 Seitenlappchen (Lobuli laterales) vorhanden, welche hier zweifelsohne als Haftapparate fungiren. — Die Besprechung der verschiedenen Familien will ich mit den *Tipulidae* anfangen, weil diese durch das an der Unterseite unbehaarte Empodium von allen andern

1) In den sich auf *Apis mellifica* beziehenden, sonst verdienstvollen Abbildungen von CHESHIRE (Bees and bee-keeping, London 1886) ist in der von PACKARD in sein Textbook übernommenen Figur (fig. 105, p. 98) die Strecksohle unrichtig gezeichnet. Dieselbe ist überhaupt breiter und grösser und über die ganze Fläche mit Härchen besetzt, also nicht bloss am distalen Rande.

verschieden sind. Für *Tipula* wurde dies schon von TUFFEN WEST¹⁾ und DAHL²⁾ mitgetheilt; ich fand dieses Verhalten aber bei den verschiedensten Gattungen dieser Familie wieder, so bei *Ctenophora flaveolata* F. (Fig. 61—63), *Cylindrotoma distinctissima* MEIG. (Fig. 64), *Eutonia barbipes* MEIG., *Limnophila ferruginea* MEIG., *Pedicia rivosu* L. (Fig. 65—67), *Amalopsis tipulina* EGG. (Fig. 69), *Trichocera regelationis* L. (Fig. 68) und *hiemalis* DE G., *Symplecta stictica* MEIG., *Erioptera cinerascens* MEIG.

Bei allen diesen ist das Empodium am distalen Ende erweitert, oben in der Mitte meistens kielförmig erhoben; dieser Kiel wird distalwärts allmählich höher. Die Oberseite ist meistens kurz behaart; bei *Cylindrotoma* finden sich am Rande längere Haare. *Trichocera* hat eine fast nackte Oberseite, es zeigen sich hier nur an der Wurzel 2 steife Härchen. Relativ klein ist das Empodium bei *Symplecta*, während es in der Unterabtheilung der *Limnobiina* (Fig. 70) völlig fehlt, wie schon von OSTEN-SACKEN³⁾ u. A. bemerkt wurde. Nach letzterm ist auch bei einigen zu seiner Abtheilung *Limnobiina anomala* gehörigen Gattungen (nämlich bei *Rhamphidia*, *Toxorhina*, *Elephantomyia*, *Antocha*, *Elliptera* und *Thaumastoptera*) das Empodium rudimentär. Die Strecksohle zeigt eine körnige Oberfläche (*Ctenophora*, *Limnobia*).

Die lateralen Anhänge sind sehr wenig entwickelt; oft wird ihre Stelle nur durch längere Behaarung angedeutet.

Bei *Limnophila* sind neben der Basis der Klauen nur einige wenige lange Haare vorhanden.

Das 5. Tarsalglied ist meistens an der Ventralseite bedeutend verkürzt (*Ctenophora*, *Limnobia*, *Eutonia*, *Amalopsis*). Bisweilen, z. B. bei *Ctenophora*, *Pedicia*, ist es auch an der Dorsalseite etwas ausgeschnitten. Besonders ist dies bei *Cylindrotoma* der Fall, wodurch hier die Wurzel der Klauen durch 2 laterale, lappenförmige Fortsätze des 5. Tarsalgliedes umgeben erscheint. Bei *Erioptera*, *Trichocera* u. a. ist dieses Glied an der Unterseite nur unbedeutend verkürzt. Typische, am Ende erweiterte Haft Haare fehlen den Tipuliden wohl ganz.

Besonders wichtig ist das Verhalten der *Ptychopteridae* (Fig. 71—73). Es findet sich hier zunächst, wie bei den Tipuliden, zwischen den

1) The foot of the fly, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 23, 1861, p. 418.

2) in: Arch. Naturg., Jg. 50, V. 1, 1884, p. 178.

3) Monographs of the Diptera of North America, in: Smithsonian misc. Coll., V. 8, p. 23.

Krallen das Empodium. Dasselbe ist hier oben bedeutend weniger entwickelt und als Haftorgan ohne Bedeutung, indem unter demselben eine grosse Scheibe vorhanden ist, welche unterseits mit Hafthaaren besetzt ist. Diese Haftscheibe entspringt am Ende der Strecksohle und lässt sich als Fortsatz derselben auffassen. Ich nenne sie Sohlenlappchen (*Lobulus plantaris*).

Indem dieser Sohlenlappen den meisten höhern Dipteren eigenthümlich ist, daselbst aber das Empodium entweder ganz fehlt oder doch nur als kleines Rudiment vorkommt, bildet *Ptychoptera* ein wichtiges Bindeglied zwischen Tipuliden und den übrigen Dipteren, wie es auch in andern Hinsichten der Fall ist.

Es möge noch hinzugefügt werden, dass das Empodium oberseits von einer welligen, fein behaarten Haut bedeckt ist, während die Unterseite flach und bräunlich gefärbt erscheint. Die Oberseite des Sohlenlappchens trägt nur am distalen Ende kurze Härchen, welche, wie bei allen Dipteren an dieser Stelle, einfach zugespitzt sind. Die Seitenlappchen sind klein, lang behaart. Die Streckplatte ist beschuppt. Der ganze Praetarsus überhaupt ist klein. Das 5. Tarsalglied ist an der Unterseite nur wenig ausgeschnitten. Besondere Druckborsten sind nicht vorhanden.

Die untersuchten *Mycetophilidae* (Fig. 74—76) zeigten ein rundes Sohlenlappchen, welches unten mit Hafthaaren besetzt ist, an der Oberseite aber nackt sein kann (z. B. *Glaphyoptera*). Die Seitenlappchen sind klein; bei *Sciara* (Fig. 76), wo das Empodium selbst ziemlich klein ist, fand ich sie grösser. Nach RÜBSAAMEN¹⁾ sind auch bei den exotischen Gattungen *Rhynchosciara* und *Hybosciara* die seitlichen Haftlappchen gut entwickelt. Das letzte Tarsalglied ist an der Unterseite nur ganz wenig ausgeschnitten (*Mycetophila*, *Sciara*, *Glaphyoptera*). Die Strecksohle ist zweireihig gerippt.

Bei den meisten *Cecidomyidae* (Fig. 77) ist nur das Sohlenlappchen vorhanden, dieses aber ziemlich gross und unten mit Hafthaaren, oben mit kurzen, spitzen Härchen besetzt. Doch sind auch in mehreren Fällen die Seitenlappchen mehr oder weniger entwickelt. So finden sich z. B. nach KIEFFER²⁾ 3 Haftlappchen unter den *Lasiopterinae* bei *Lasioptera* MEIG., *Stephaniella* KIEFF., *Arnoldia* KIEFF., *Dasyneura* ROND., *Dryomyia* KIEFF.; unter den *Asphondylinae* bei den

1) Die aussereuropäischen Trauermücken des Museums f. Naturk. zu Berlin, in: Berlin. entom. Zeitschr., V. 39, 1894, p. 19 und tab. 3, fig. 24.

2) Synopse des Cecidomyies d'Europe et d'Algérie décrites jusqu'à ce jour, in: Bull. Soc. Hist. nat. Metz, 20. cahier (sér. 2, V. 8), 1898.

Gattungen *Rhopalomyia* RÜBS., *Oligotrophus* KIEFF., *Janetiella* KIEFF., *Mayetiola* KIEFF., *Mikiola* KIEFF., *Hormomyia* H. LÖW; unter den *Diplosinae* bei *Putoniella* KIEFF. und unter den *Epidosinae* bei *Colomyia* KIEFF. und *Clinorhysis* KIEFF. Dagegen fehlt auch das Sohlenläppchen selbst bei *Wasmanniella* KIEFF., während es bei *Aprionus* und einigen verwandten Gattungen unter den Campylomyzinen rudimentär ist.

Was die *Chironomidae* anlangt, so ist es schon lange bekannt, dass in der Gattung *Ceratopogon* das Ende des Fusses sehr verschiedenartig beschaffen sein kann. Schon WINNERTZ¹⁾ hat darauf hingewiesen, dass bei einigen Arten die Klauenglieder mit haarigen Pulvillen versehen sind und dass bei andern die Klauen Borstenhaare statt Pulvillen tragen, während eine dritte Abtheilung weder Pulvillen noch Borstenhaare besitzt. Als Beispiel der erstern Gruppe untersuchte ich zunächst *C. niger* WINN. und *pavidus* WINN. (Fig. 81). Das von WINNERTZ als Pulvillus gedeutete Sohlenläppchen ist hier eine eiförmige Scheibe, welche an der Oberseite nackt ist, unten aber trägt dieselbe zahlreiche längere Haare. Dasselbe Verhalten zeigte sich bei *C. rostratus* WINN. (Fig. 78, 79); hier findet sich aber überdies an der Aussenseite der Krallenwurzel ein längeres, unten gebogenes Haar.

C. pulicaris L. (Fig. 80) gehört in die Gruppe von WINNERTZ, welche „Borstenhaare statt Pulvillen“ besitzen soll. Es zeigte sich hier das Sohlenläppchen wohl vorhanden; es ist aber sehr schmal, nach oben gebogen; die Unterseite ist mit langen Borstenhaaren besetzt. Einen solchen Sohlenfortsatz werden wir bei sehr vielen höhern Dipteren wiederfinden.

Als Beispiel derjenigen Gruppe, wo der Pulvillus ganz fehlt, habe ich *C. venustus* MEIG. (Fig. 82) und *nitidus* MACQ. untersucht. Vom Praetarsus sind hier besonders die Krallen, auf Kosten der übrigen Theile, ausgebildet. In dieser Gruppe kommen häufig Anhänge an den Krallen vor, entweder in der Form eines Zahns an der innern Seite (z. B. bei *C. bicolor* MEIG., *C. solstitialis* WINN.) oder eines nach aussen stehenden Anhangs an der Wurzel der Kralle (z. B. bei *C. venustus* MEIG., *C. nitidus* MACQ.), welcher von WINNERTZ als „Nebenklau“ bezeichnet wird. Beide sind aber bloss Fortsätze der Kralle selbst, ohne weitem morphologischen Werth; sie lassen sich (wenigstens die äussern Anhänge) vergleichen mit dem Haar, welches

1) Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Ceratopogon*, in: Linn. entomol., V. 6, p. 1.

sich bei *C. rostrata* und auch bei *C. pulicaris* an der Krallenwurzel befindet.

Das 5. Tarsalglied ist bei *Ceratopogon* unten nur wenig verkürzt. Obwohl für unser Thema von weniger Interesse, will ich hier noch die an der Spitze zwei- bis dreispaltigen dicken Börstchen erwähnen, welche sich in dieser Gattung häufig an den Füßen vorfinden. Eben solche besitzen auch die Platypezinen. COMSTOCK hat sie schon von *Platypeza* abgebildet, und ich selbst fand sie auch bei *Callomyia amoena* wieder.

Besonders interessirte mich das Verhalten der Gattung *Chironomus*. Es wurde nämlich von OSTEN-SACKEN behauptet, dass hier ein gespaltenes Empodium vorhanden sei, während, so wie in seiner ganzen Hauptabtheilung der Nemocera vera, die gewöhnlich Pulvillen genannten Seitenlappchen fehlen sollten. Es liess die nahe Verwandtschaft mit *Ceratopogon* auch nicht vermuthen, dass hier ein ganz anderes Verhalten vorliegen sollte. Doch zeigte sich sehr bald, dass dies der Fall ist. Bei mehreren Arten (*Ch. plumosus* L., *barbipes* STAEG. [Fig. 83, 84], *rufipes* L. [Fig. 85], *nubeculosus* MEIG.) habe ich mich überzeugen können, dass das zweilappige Organ OSTEN-SACKEN'S wirklich die Pulvillen sind, während das Sohlenlappchen als sehr gut erkennbares, selbständiges Gebilde auftritt. Die Seitenlappchen sind eiförmig und unten mit zarten Hafthaaren besetzt. Das Sohlenlappchen ist, wie bei *Ceratopogon pulicaris* L., aufgebogen, unten zweireihig beborstet, oben unbehaart. Bei *Ch. rufipes* L. ist es kürzer und breiter als bei den übrigen untersuchten Arten. Die Streckplatte ist oval, zweireihig gerippt. Das 5. Tarsalglied ist unten nicht stark ausgeschnitten. Besondere Druckborsten fehlen.

In den mit *Chironomus* verwandten Gattungen *Orthocladius*, *Cricotopus* und *Metriocnemus*, von denen resp. die Arten *O. dilatatus* v. d. W., *Cr. sylvestris* F. und *M. albolineatus* MEIG. (Fig. 86) untersucht wurden, ist das Sohlenlappchen so wie bei *Chironomus* gebildet; besonders lang ist es bei *Cricotopus*. Dagegen fehlen hier die Seitenlappchen entweder ganz oder sind nur durch dichter und länger behaarte Stellen am Praetarsus angedeutet. Letzteres Verhalten zeigte sich auch bei *Tanypus nervosus* MEIG. (Fig. 87). Das Sohlenlappchen ist hier höher als bei *Chironomus*, sonst ebenso beschaffen.

Es zeigte sich also, dass ein kammförmiges Sohlenlappchen, wie es DEBY zuerst bei einem aberranten, dem Meeresstrand angehörigen Chironomiden (*Psamathomyia pectinata* DEBY) angab¹⁾, in dieser

1) in: Journ. microsc. Soc. London, 1889, p. 80, tab. 4, fig. 9.

Familie gar keine Ausnahme bildet. Bei der genannten Art ist das Sohlenläppchen nur relativ stark entwickelt, während die Seitenläppchen fehlen. Im Uebrigen scheint mir die DEBY'sche Figur vom Ende des Fusses dieser Fliege wohl nicht ganz richtig, weil die Krallen ganz vom Sohlenläppchen gesondert am letzten Fussglied entspringen sollen, was mit dem Befund bei andern Dipteren gar nicht stimmt.

Was die *Culicidae* (Fig. 88—93) anlangt, so finden wir in der Monographie FICALBI's über die europäischen Vertreter dieser Familie schon einige wichtige Angaben. Namentlich hat dieser Autor die Pulvillen (Seitenläppchen) und das Sohlenläppchen mit der Streckplatte hier richtig beschrieben und abgebildet. Doch wurde ihm der Zusammenhang dieser Gebilde unter einander und mit dem 5. Tarsalglied nicht ganz deutlich, indem er die Streckplatte als von den Pulvillen gesonderten, selbständigen Anhang darstellt, während die Pulvillen Anhänge der Krallen sein sollen¹⁾. Er sagt (p. 179 seiner Abhandlung) nämlich Folgendes: L'apparecchio scansorio risulta di tre parti ben distinte, quasi direi di ben distinti tre organi: due pari e corrispondentesi bilateralmente, uno impari. . . . Gli organi pari sono rappresentati da due cuscinetti, che si trovano alla base di attacco di ciascheduna unghia od artiglio, e la base stessa comprendono. . . . L'organo impari si attacca in una intaccatura ventrale dell' estremo dell' ultimo articolo tarsale: consta di un corpo chitinoico, basale, dal quale si eleva un prolungamento, che si partisce in numerose setole: questo prolungamento è situato nel mezzo ai due cuscinetti o pulvilli poco sopra accennati e alle due unghie, ed evidentemente rappresenta un empodio plumiforme, ma non pulvilliforme.“ Wie aus meinen Figg. 88—91 ersichtlich, sind aber auch hier Pulvillen und Empodium Anhänge eines selbständigen Gliedes, wozu auch die Krallen gehören. Ein solches, kammartig beborstetes, schmales Sohlenläppchen fand ich bei *Culex pipiens* L. und auch bei *Anopheles maculipennis* MEIG. Bei *Culex annulatus* SCHRANK ist das Sohlenläppchen viel weniger entwickelt; es ist hier nicht nach oben umgebogen, kürzer und dicker, auch dunkler; bei dem ♀ erreicht es hier nur die halbe Länge der Krallen, während es bei *Cul. pipiens* L. fast so lang wie die Kralle ist.

Die Pulvillen (Seitenläppchen) bleiben meistens klein; bei *Anopheles maculipennis* MEIG. und *Culex annulatus* SCHRANK ♀ sind sie fast nur durch die längere Behaarung erkennbar; besser entwickelt

1) Revisione sistematica delle specie europee della famiglia delle Culicidae, in: Bull. Soc. entom. Ital., V. 28, 1896, p. 108.

zeigten sie sich bei *Corethra plumicornis* F. (Fig. 92). Bei dieser Art wurden sie schon von MEINERT¹⁾ beobachtet. In seiner Figur ist aber das Sohlenläppchen unvollständig angegeben. Lang, sehr schmal und lang beborstet ist der Pulvillus der Vorder- und Mittelfüsse bei dem Männchen von *Culex pipiens* L. (Fig. 88). An diesen Füßen sind die Klauen ungleich gross, und nur neben der grossen Kralle findet sich hier ein solches Seitenläppchen. Dieselbe sexuelle Verschiedenheit in den Krallen ist von mehreren Culiciden bekannt; es hat sogar LYNCH ARRIBALZAGA²⁾ mehrere Gattungen auf die Beschaffenheit der Krallen gegründet. So sind z. B. in seiner Gattung *Culex* die Krallen der ♂♂ ungleichartig, bei den ♀♀ gleich gross, in beiden Fällen aber einfach, d. h. ohne Zahn. Bei *Heteronychus* haben sie an den Vorder- und Mittelfüssen der ♂♂ einen Zahn und sind von verschiedener Grösse; bei den ♀♀ sind sie gleich gross, aber auch mit einem Zahn. Die *Psorophora*-♀♀ haben tief gespaltene Krallen, während sie bei den ♂♂ unten einen langen Zahn tragen. *Ochlerothatus* hat in beiden Fällen in der Mitte der Krallen einen Zahn u. s. w.

Bei *Culex pipiens* L. fand ich bei den Weibchen alle Krallen ziemlich klein und einfach. So sind auch die Hinterfüsse des ♂ gebildet; an den Vorder- und Mittelfüssen aber ist die vordere Kralle bedeutend grösser als die hintere, während sich bei ersterer an der Unterseite ein grosser Zahn vorfindet, bei letzterer aber ein kleiner Zahn, an der Aussenseite, nahe an der Wurzel.

Auch das 5. Tarsalglied hat bei dem ♂ eine andere Form als bei dem ♀.

So wie in andern Hinsichten, zeigen die *Dixidae* (Fig. 93) auch in dem Bau des Praetarsus eine Annäherung an die Culiciden. Dieses Glied ist hier deutlich als selbständige Bildung erkennbar. Das Sohlenläppchen ist wie bei *Culex pipiens* L., und die Krallen zeigen hier ähnliche Fortsätze an der Wurzel, wie sie sich oft bei Culiciden finden. Beide Krallen des Mittelbeins (*Dixa nigra* MEIG., *aestivalis* ♀ MEIG.) haben nahe an der Wurzel an der Aussenseite einen langen, haarähnlichen Fortsatz. Bei der einen Kralle folgen darauf noch 3 viel kürzere Härchen.

Ein breites, scheibenförmiges Sohlenläppchen ist den *Psychodidae* (Fig. 94—86) eigen. Es ist hier wieder oben nackt, unten mit deutlich geknöpften Hafthaaren besetzt. Von Seitenläppchen ist keine Spur vorhanden. Das am Ende verbreiterte 5. Tarsalglied zeigt, von der Seite gesehen, unten

1) *Mochlonyx culiciformis*, in: Dansk. Vid. Selsk. Skr., 1883, No. 1.

2) *Dipterologia argentina*: Culicidae.

einen halbkreisförmigen Ausschnitt für die hier wenig entwickelte Streckplatte.

Blepharoceridae habe ich nicht untersuchen können. Nach OSTEN-SACKEN¹⁾ giebt es in dieser Familie keine Pulvillen, während das Empodium (d. h. unser Sohlenläppchen) rudimentär ist. Sehr eigenthümlich sind die Krallen bei *Hapalothrix lugubris* Löw ♂, einer bis jetzt nur vom Monte Rosa²⁾ und aus Steiermark³⁾ bekannten Art. Nach der Abbildung Löw's sind sie hier in etwa länglich viereckige Scheibchen umgewandelt. Diese sind weich und haben die Function von Haftläppchen.

Auch bei den mir unbekannten *Orphnephilidae* ist das Sohlenläppchen rudimentär, mit kurzen Härchen besetzt, während die Pulvillen fehlen⁴⁾.

Von den *Simuliidae* (Fig. 97—102) wird berichtet, dass ihre Füße im Besitz von 3 Haftläppchen sein sollen. Da glaube ich aber, dass hierunter einige ganz andere Organe mitgerechnet sind, welche mir aber nur bei den Männchen vorzukommen scheinen. Die Weibchen zeigen nämlich (*Simulia maculata* MEIG. und *meridionalis* RILEY wurden untersucht) zweifelsohne nur einen kleinen „Haftlappen“, welcher mir durch das Empodium gebildet zu werden scheint; dasselbe ist hier sehr breit und unten behaart; die Härchen sind aber nicht geknüpft, also keine eigentlichen Hafthaare. Von den Pulvillen sind nur sehr unbedeutende Spuren vorhanden. Eigenthümlich ist der sehr tief gespaltene Vförmige Gelenkhöcker. Das 5. Tarsalglied ist an der Unterseite fast nicht ausgeschnitten. Die Krallen sind kurz und dick, mit einem grossen Zahn am innern Rande. Die Männchen von *Sim. pictipes* HAG. (Fig. 98—102) zeigen nun überdies an jeder Kralle einen an deren Wurzel mit breitem Stiel befestigten Anhang, welcher fast schwarz gefärbt ist und am freien, zum 5. Tarsalglied hin schauenden Rande viele kleine Zähne aufweist, welche mit Querrippchen der Scheibe correspondiren. Was die Bedeutung dieser Apparate ist,

1) Contributions to the study of Liponeuridae, in: Berl. entomol. Zeitschr., V. 40, 1895, p. 153.

2) Löw, Revision der Blepharoceridae, in: Zeitschr. Entom. Breslau, (N. F.) Heft 6, 1877, p. 82, tab. 1, fig. 8.

3) STROBL, Die Dipteren von Steiermark, in: Mitth. naturw. Ver. Steiermark, Jg. 1894, p. 5.

4) OSTEN-SACKEN, On the characters of the 3 divisions of Diptera: Nemocera vera, N. anomala and Eremochaeta, in: Berlin. entom. Zeitschr., V. 37, 1892, p. 458.

darüber lässt sich wenig Sicheres behaupten. Ein „Haftlappen“ ist es sicherlich nicht; eher wäre es etwa ein Reinigungsapparat.

Wie bekannt, findet man bei den *Bibionidae* entweder 3 gleiche Haftlappen (*Bibioninae*) oder nur einen (*Scatopsinae*); zunächst war zu untersuchen, ob es sich im letztern Falle vielleicht um 3 verschmolzene Haftlappchen handelt, wie behauptet worden ist. Da erwies sich aber sofort, sowohl bei *Scatopse notata* L. (Fig. 103) als bei *Aspistes berlinensis* MEIG. (Fig. 104), dass auch hier 3 Haftlappen vorhanden sind; die beiden lateralen sind aber bloss viel kleiner als der mittlere (das Sohlenlappchen), wodurch sie bis jetzt übersehen wurden; auch sie aber sind im Besitz deutlich geknöpfter Hafthaare. Das 5. Tarsalglied ist unten stark ausgeschnitten. Am untern Ende desselben fand ich bei *Scatopse* keine Druckborsten; bei *Dilophus* (Fig. 105) sind sie klein. Hier findet sich aber unten am Praetarsus selbst zu beiden Seiten der Basis des mittlern Haftlappens eine lange Borste. Bei *Bibio* finden sich deren mehrere an der entsprechenden Stelle. Die Streckplatte ist zweireihig geriefelt.

Unter den Bibioniden soll *Penthetria holosericea* LATR. nur 2 Haftlappchen besitzen; ich habe mich aber überzeugen können, dass auch hier 3 Pulvillen vorhanden sind, aber besonders an den Mittel- und Hinterbeinen ist der hintere bedeutend in der Entwicklung zurückgeblieben, so dass er mit der Lupe leicht übersehen wird.

Das Empodium von *Rhyphus* (Fig. 106) ist, namentlich am distalen Ende, sehr breit und mit vielen Hafthaaren besetzt. Die Stelle der Pulvillen wird nur durch längere Haare angedeutet. Das 5. Glied ist nach unten hin allmählich verkürzt.

Ueber die fernerhin zu den Orthorrhaphen gehörigen, meist grössere Thiere enthaltenden Familien habe ich nur wenig Neues mitzutheilen. Wie bekannt, besitzen die von BRAUER als *Platygenya homoeodactyla* zusammengefassten Familien (*Stratiomyidae*, *Xylophagidae*, *Tabanidae*, *Acanthomeridae*, *Leptidae*, *Acroceridae*, *Nemestrinidae*) 3 gleiche Haftlappchen (Fig. 107—110). Wo ich sie untersucht habe, fand ich zwischen ihnen auch bei stärkerer Vergrösserung keine Differenzen; alle sind unten mit geknöpften Hafthaaren, oben mit kürzern, zugespitzten Haaren besetzt. Die Streckplatte pflegt feinkörnig zu sein. Druckborsten fand ich z. B. 2 bei *Beris*, mehrere, unregelmässig angeordnete bei *Tabanus*. Die Ventralseite des mittlern Haftlappens ist, so wie bei den so verschiedenartigen Sohlenlappchen der Nemocera, der unmittelbare Fortsatz der Streckplatte; derselbe ist also augenscheinlich mit diesen Sohlenlappchen homolog.

Lampromyia, eine Leptide, besitzt nur 2 Haftlappen.

Bei den *Platygenya heterodactyla* (*Mydidae*, *Apioceridae*, *Asilidae*, *Bombyliidae*, *Therevidae*, *Scenopinidae*) sind bald 2, bald 3 Haftlappen vorhanden, je nach der Beschaffenheit des Sohlenläppchens (Fig. 111—120). Dieses kann nämlich entweder den Seitenläppchen gleich gebildet sein, also selbst auch einen Haftlappen darstellen [*Cyrtosia* unter den Bombyliiden¹⁾], oder es ist schmal und dornförmig wie bei *Asilus*. Bald ist es hier nach oben umgebogen (*As. trigonus* MEIG.), bald gerade (*As. crabroniformis* L.). Bei einigen Asilidengattungen, so bei *Leptogaster* (Fig. 118), *Acnephalum*, *Rhadinus*, *Psilinus*²⁾, vermisst man beide Seitenläppchen. Das Homologon des Sohlenläppchens ist, wenigstens bei *Leptogaster*, krallenartig, nach unten gebogen. Die Strecksohle ist körnig. Bei wieder andern *Platygenya heterodactyla* ist das Sohlenläppchen verkürzt (z. B. *Bombylius major* L.; bei *Hemipenthes morio* L. ist es fast nur noch ein dreieckiges Läppchen). Bei *Thereva*, *Mydas* und *Scenopinus* fehlt das Sohlenläppchen ganz; es zeigt sich hier nur an der Stelle eine Wölbung mit etwas verdickter Chitinschicht.

Bei *Thereva* und *Scenopinus* fand ich die Seitenläppchen oben nur ganz wenig behaart; beide Gattungen besitzen 2 Druckborsten, welche namentlich bei *Scenopinus* lang sind.

Unter den *Orthorrhapha orthogenya* trifft man bei den *Dolichopodidae* (Fig. 120) schöne Beispiele von kammförmigen Sohlenläppchen (*Psilopus*, *Argyra*, *Thinophilus*, *Dolichopus*). Bisweilen, so bei *Campsicnemus*, ist das Sohlenläppchen breiter; bei *Hydrophorus* sieht es den seitlichen Haftlappen gleich. Das 5. Tarsalglied ist bei den *Dolichopodiden* unten nur wenig ausgeschnitten.

Grössere Verschiedenheit bieten die *Empididae* (Fig. 121, 122) dar. Hier ist das Sohlenläppchen bald schmal, unten kammförmig beborstet und so lang wie die Seitenlappen (*Tachydromia cursitans* F.), bald stachelartig, fast nackt, aber doch noch ziemlich lang (*Cyrtoma spurium* FALL., Fig. 121). Mehr in die Breite entwickelt zeigte es sich bei *Hilara maura* F. Dagegen fand ich kurze Sohlenläppchen bei *Empis tessellata* F. (Fig. 122) und *Syneches muscarius* F.; bei letzterer Art trägt es am Ende ein paar längere Haare. Bei mehreren *Empiden* kommen 2 Druckborsten vor. Nach der Abbildung von

1) Hier übertrifft es nach PERRIS' Figur, in: Ann. Soc. ent. France, V. 8, tab. 7, fig. h, selbst die Seitenläppchen an Grösse.

2) VAN DER WULP, *Asilidae from Aden and its neighbourhood*, in: Trans. ent. Soc. London, 1899, p. 85.

MIK¹⁾ hat auch *Hilara sartor* ein gut entwickeltes, „wie gefiedertes“ Sohlenläppchen.

Was die ersten, aberranten Familien der *Cyclorrhapha* anlangt, so sind die *Lonchopteridae* (Fig. 123) und *Platypezidae* (Fig. 124) durch das Fehlen von Empodium und Sohlenläppchen ausgezeichnet (*Lonchoptera lutea* MEIG., *Callomyia amoena* MEIG., bei *Platypeza fasciata* F. ist das Empodium jeden Falls äusserst klein). Eigenthümlich ist bei *Platypeza* die Asymmetrie des 5. Tarsalgliedes, in dessen breitem Ende der kurze Praetarsus halb verborgen liegt.

Besser entwickelt ist das Sohlenläppchen bei *Pipunculidae* (Fig. 125). Bei *Pipunculus sylvaticus* MEIG. erreicht es jedoch noch nicht die halbe Länge der Nägel; es ist unbehaart, wie auch die Oberseite der Haftläppchen.

Während bei den vorher genannten Familien der *Aschiza* das 5. Tarsalglied unten am Ende einfach rund ausgeschnitten ist, findet sich bei *Pipunculus* hier ein Vorsprung, welcher 2 Druckborsten trägt. Dasselbe Verhalten kommt auch bei mehreren Syrphiden vor, mit welchen diese Familie überhaupt Verwandtschaft zeigt.

Bei den *Phoridae* (Fig. 126) ist der Sohlenfortsatz dornartig, stark nach oben umgebogen, nackt (*Phora*) oder an der Oberseite behaart (*Trineura aterrima* F.). Die Seitenläppchen sind bei *Trineura* von gewöhnlicher Form, bei *Phora* lang und schmal; von der Seite gesehen, erinnern dieselben hier sehr an das gekämmte Sohlenläppchen, wie es z. B. bei *Chironomus* vorkommt. Das 5. Tarsalglied ist an der Unterseite nur wenig verkürzt.

Vor einiger Zeit wurden von WANDOLLECK 3 flügellose Dipteren beschrieben²⁾, welche dieser Autor in eine neue Familie (*Stethopathidae*) zusammenbrachte. Zwei dieser (nämlich *Stethopathus ocellatus* und eine noch nicht benannte Art) haben ein borstenähnliches, nacktes Empodium (wohl unser Sohlenläppchen) und sehr schmale, unten lang, aber sparsam behaarte Pulvillen, welche nach seiner fig. 10 fast den kammförmig behaarten Sohlenfortsätzen ähneln. Bei der dritten Art (*Chonocephalus dorsalis*) sind merkwürdiger Weise weder Pulvillen noch Empodium vorhanden. Diese interessanten Thiere, von welchen 2 zuerst von DAHL als die beiden Geschlechter seiner *Puliciphora lucifera* beschrieben und in verfehelter Weise als Bindeglied zwischen Dipteren und Puliciden betrachtet wurden, sind offenbar den Phoriden sehr nahe

1) in: Wien. ent. Zeitung, V. 13, 1894, tab. 2, fig. 10 u. 12.

2) Die *Stethopathidae*, eine neue flügel- und schwingerlose Familie der Diptera, in: Zool. Jahrb., V. 11, Syst., 1898, p. 412.

verwandt. MIK nimmt sogar keinen Anstand, sie letzterer Familie einzuverleiben.

Von den grössern *Syrphidae* (Fig. 127, 128) ist es schon seit Langem bekannt, dass das Ende der Füsse dasselbe Verhalten zeigt wie bei den schizophoren Cyclorrhaphen. Der Sohlenfortsatz ist hier ziemlich lang, nach dem Ende hin allmählich verdünnt, unten behaart. Die Pulvillen sind bei *Eristalis* z. B. an der Oberseite kurz und zerstreut behaart. Die betreffs der Stellung im System noch zweifelhaften *Conopidae* (Fig. 129) besitzen einen langen, nur an der Wurzel etwas behaarten Sohlenfortsatz; im Uebrigen schliessen sie sich den Schizophoren an. Für diese lässt sich das bekannte Verhalten von *Musca domestica* L. als Beispiel anführen; Vertreter der verschiedenen Familien dieser Abtheilung zeigten mir nur unbedeutende Abweichungen. So kann z. B. der Sohlenfortsatz bedeutend länger sein als die Pulvillen (*Scatophaga stercoraria* L.) und nur an der Wurzel behaart sein (*Scatophaga stercoraria* L., *Tetanocera sylvatica* MEIG., *Borborus equinus* FOLL., *Agromyza carbonaria* ZETT., *Notiphila riparia* MEIG.). Bei *Tachina larvarum* L. ist er unbehaart, dagegen fand ich ihn z. B. bei *Chlorops didyma* ZETT. (Fig. 130), *Scatella stagnalis* FALL. (Fig. 131), *Asteia concinna* MEIG. bis zur Spitze behaart. Die Pulvillen sind an der Oberseite öfters nur an der Wurzel mit Härchen besetzt.

Relativ klein und schmal und viel kürzer als der Sohlenfortsatz sind die Pulvillen bei *Scatella stagnalis* FALL. Sehr gross sollen diese Organe dagegen nach GERCKE¹⁾ bei einer Anthomyine (*Hydrophoria wierzejskii* MIK) sein, namentlich an den Vordertarsen des Männchens. Die Krallen sind hier aber in der Regel nur als verkümmerte, behaarte Stummel vorhanden, indem sie leicht abzubrechen scheinen. — In der Regel finden sich 2 Druckborsten am Ende des 5. Tarsalgliedes; bei *Scatophaga* stehen davor noch 2 eben solche Borsten. Sehr stark entwickelt sind die 2 Druckborsten bei *Gastrophilus*. — Gross ist der Praetarsus bei Pupiparen. Oefters ist hier der Basaltheil der Krallen sehr breit, so dass es einem Zahn ähnlich sieht und in den Beschreibungen auch als solcher angedeutet wurde. Der 3. Zahn bei *Ornithomyia* z. B. ist, wie auch OCKLER und SPEISER²⁾ richtig bemerkt haben, eine solche „Basalplatte“. Das Sohlenläppchen kann, wie bei *Ornithomyia*, zweireihig gekämmt sein (Fig. 132).

1) in: Wien. entom. Zeitg., V. 8, 1889, p. 222, tab. 2, fig. 6, 7.

2) Eine neue, auf Halbaffen lebende Hippoboscidenart, ibid. V. 18, p. 201.

Bei *Lipoptena cervi* L. ist der Praetarsus asymmetrisch, indem sowohl die Krallen als die Seitenläppchen an jedem Fuss ungleich gross sind; es steht hier das kleinere Läppchen an der Seite der grössern Kralle. Die Sohlenborste ist hier nur kurz behaart. Letztere fehlt bei *Cyclopodia horsfieldi* DE MEIJ., welche ich als Beispiel der Nycteribiiden untersucht habe. Die Seitenläppchen sind hier aber desto grösser (Fig. 133—135).

Wenn wir die verschiedenen Befunde bei den Dipteren zusammenfassen, so zeigt sich, dass auch hier der Praetarsus in unzweideutiger Weise als selbständiges Glied auftritt. Besonders deutlich ist dies auf Längsschnitten erkennbar. Diese lehren auch, dass die dorsale Medianpartie des Praetarsus, welche hier an der Wurzel meistens von dem letzten Tarsalglied überdeckt wird, in dieser Region öfters noch von einem Chitinstück gestützt wird. Namentlich das Empodium zeigte sehr verschiedenes Verhalten, indem es nur ausnahmsweise stark entwickelt und als Haftorgan von Nutzen ist (Tipuliden). Bei den meisten übrigen Dipteren ist es aber sehr zurückgebildet und nur auf Längsschnitten durch den Praetarsus genauer erkennbar. Dann tritt aber meistens an der Strecksohle ein Anhang auf, welchen wir im Allgemeinen als Sohlenfortsatz (*Processus plantaris*) unterschieden haben. In den vielen Fällen, wo derselbe lappenartig ist, möge ihm der Name Sohlenläppchen (*Lobulus plantaris*) beigelegt werden. Zwischen diesem lappenförmigen und dem dornförmigen Sohlenfortsatz finden sich alle Uebergänge, so dass wir diese verschiedenartigen Gebilde wohl alle als homolog betrachten dürfen, was bis jetzt, wie es namentlich von OSTEN-SACKEN¹⁾ mit vollkommenem Recht betont wurde, noch fraglich war. Von den früher als Empodium zusammengefassten Gebilden ist aber das der Tipuliden den übrigen scharf gegenüber zu stellen.

Die Frage, wie man sich die Aufeinanderfolge der verschiedenen Zustände denken müsse, lässt sich meines Erachtens in folgender Weise beantworten. Zunächst ist als primitiver Zustand das kissenförmige, unterseits unbehaarte Empodium der Tipuliden zu betrachten. Diese Familie, wenngleich in verschiedener Hinsicht specialisirt, hat daneben so viel Primitives, wie z. B. die noch sehr verschiedenartige Nervatur, dass mir die Uebereinstimmung des Empodiums mit dem der verwandten Lepidopteren und Trichopteren wohl auf gemeinsamen

1) „Can a bristle be transformed into a pulvillus? It seems to me that the subject requires revision“, in: Berlin. entom. Zeitschr., V. 37, 1892, p. 439, Anmerkung.

Ursprung zurückführbar erscheint. Gerade in dieser Familie haben ja auch die Nebenlappchen, soviel bekannt, nie eine bedeutende Entwicklung erreicht.

Bei den Ptychopteriden kommt ein ziemlich entwickeltes Empodium vor, welches aber nicht als Haftorgan fungiren kann, indem gleich darunter sich ein scheibenförmiger Sohlenfortsatz befindet, welcher mit Hafthaaren besetzt ist.

Bei vielen Vertretern der primitiven Dipterenfamilien: Bibioniden (zumal Scatopsinen), Mycetophiliden, Cecidomyiden, Chironomiden (z. B. mehreren *Ceratopogon*) tritt dann der folgende Zustand auf: das Empodium hat sich dem Sohlenlappchen gegenüber ganz zurückgebildet. Dann folgen Zustände, wo auch die Seitenlappchen einen Besatz von Hafthaaren erwerben, wodurch sie für die Anheftung eine besondere Wichtigkeit erlangen und dann oft auch dem Empodium an Grösse wenig nachstehen. Solche, also mit 3 Haftlappchen versehene Dipteren findet man schon unter den unzweifelhaft sehr primitiven Bibioniden, ferner auch in der Mehrzahl unter den Orthorrhaphen-Brachyceren.

Ein höheres Verhalten hat sich nun dadurch entwickelt, dass durch die Vergrösserung der Seitenlappchen das Sohlenlappchen selbst als Haftorgan überflüssig wurde, und so tritt es denn in den höchsten Diptereengruppen (schon bei vielen Orthorrhaphen-Brachyceren und bei fast allen Cyclorrhaphen) als borstenartiges Gebilde auf, sei es an der Unterseite mit eigenthümlichen, kammförmig gereihten Haaren, sei es als sehr kurz behaarte Borste (*Asilus*, *Eristalis*); bisweilen ist es überhaupt nur als unbedeutender Fortsatz vorhanden oder fehlt auch ganz (*Mydas*, *Lonchoptera*, *Platypeza*). Es mag wohl ihre neue Function als Streckborste zu ihrer Erhaltung in vielen Fällen beigetragen haben.

In vereinzeltten Fällen, z. B. bei *Leptogaster*, findet sich abweichende Entwicklung des Praetarsus als Begleiter (sei es als Ursache oder Folge) von eigenthümlichen Lebensverhältnissen.

Schliesslich mögen noch einige Worte dem Werthe des Praetarsus für die Systematik gewidmet sein. Es hat nämlich OSTEN-SACKEN das Verhalten der Pulvillen als Kennzeichen für grössere Diptereengruppen angewendet. Indem er die *Nemocera* in 2 Hauptabtheilungen spaltete, die *Nemocera vera* (*Cecidomyidae*, *Mycetophilidae*, *Culicidae*, *Chironomidae*, *Psychodidae*, *Tipulidae*?, *Dixidae*) und die *Nemocera anomala* (*Bibionidae*, *Simuliidae*, *Blepharoceridae*, *Rhyphidae*, *Orphnephilidae*), nahm er für die *N. vera* an, dass bei denselben niemals Seitenlappchen vorhanden sein sollten. Wir haben jedoch gesehen, dass in

mehreren von den zu dieser Abtheilung gehörigen Familien (bei *Cecidomyiidae*, *Mycetophilidae*, *Culicidae*, *Chironomidae*) diese Seitenläppchen ganz gut erkennbar sind und dass sie selbst bei vielen *Chironomidae* eine bedeutende Entwicklung erreichten, während hier das Sohlenläppchen selbst zurückging; in diesen Fällen betrachtete OSTEN-SACKEN die Seitenläppchen als ein zweilappiges Empodium. Es kommen also in beiden Abtheilungen OSTEN-SACKEN's die verschiedenartigsten Verhältnisse vor. Die Entwicklungsreihe, wie wir sie oben geschildert haben, hat jede Familie für sich, jeden Falls zum Theil, durchgemacht, und es haben Angehörige sehr verschiedener Familien das höchst entwickelte Stadium erreicht, so z. B. *Chironomus*, viele *Asilidae*, *Dolichopus*, *Syrphidae*, *Muscidae* u. s. w.

Die Fähigkeit, sich an den glatten Blattflächen festzuhalten und sich auch leicht wieder davon zu lösen, wurde also überall auf dieselbe Weise vervollständigt, während bei andern Insectenordnungen, z. B. Hemipteren, ganz andere Wege dazu eingeschlagen wurden. Es liesse sich dies auch dadurch ausdrücken, dass also den Dipteren im Ganzen eine bestimmte Variationsmöglichkeit inne wohnte, welche, sei es aus äussern, sei es aus innern Ursachen oder aus beiden zusammen, in Wirkung gesetzt, überall das gleiche Resultat hervorrief, trotz der doch sehr verschiedenen Körpergrösse und Körperform der Dipteren. Man vergleiche z. B. den schlanken *Chironomus* mit den plumpen echten Muscinen. Die Verschiedenheit in diesen Hinsichten war offenbar noch nicht im Stande, die Entwicklungsrichtung abzuändern. Nur sehr ausnahmsweise, wie bei *Leptogaster*, wurde ein neuer Weg betreten. Eine Hauptentwicklungsreihe aber, deren Eigenthümlichkeiten wohl viel mehr durch die den Dipteren inne wohnende Variationscapacität als durch die äussern Umstände bedingt wurden, lässt sich bestimmt nachweisen. Diese Hauptentwicklungsreihen kennen zu lernen und namentlich auch den Ursachen des Auftretens neuer Reihen nachzuspüren, ist eben eine der Aufgaben der neuern zoologischen Forschung.

Bevor ich zu den übrigen Arthropoden übergehe, mögen dem innern Bau des Praetarsus und seinem Gelenk noch einige Worte gewidmet sein. Dabei sei auf die verschiedenen Längs- und Querschnitte hingewiesen, welche zum Theil schon oben erwähnt wurden. Auf denselben zeigt sich zunächst der Gelenkhöcker (*Gh* Fig. 107, 111, 112) als innerer Vorsprung der distalen abschliessenden Haut des letzten Tarsalgliedes. Auch hier liegt derselbe nicht an der Aussenfläche, sondern ist von derselben eine Strecke weit entfernt,

während er nur dorsal mit der äussern Chitinhaut zusammenhängt (Fig. 117).

Es zeigt sich ferner, dass der Praetarsus nur an der Dorsalseite nicht in das letzte Tarsalglied eingezogen ist; an den Seiten und unten ist dies wohl der Fall. Besonders deutlich ist dieses Verhalten in Fig. 114. Es ist hierin ein mit Eau de Javelle durchsichtig gemachter Praetarsus von *Asilus crabroniformis* dargestellt. Die Lumina vom Praetarsus und vom letzten Tarsalglied stehen hier oben mit einander in Verbindung durch eine länglich viereckige Oeffnung, welche von den mit dickerer Chitinschicht bekleideten Streifen begrenzt wird.

Ein medianer Längsschnitt desselben Praetarsus findet sich in Fig. 111. Hier sei besonders auf den ins Innere vorspringenden Gelenkhöcker, dann auf das kleine Empodium und den darunter liegenden Sohlenfortsatz hingewiesen. In Fig. 107, welche sich auf *Stratiomyia furcata* bezieht und ebenfalls die Medianfläche darstellt, habe ich auch die Hypodermis eingezeichnet; dieselbe tritt hier nur mit einem unbedeutenden Vorsprung in den Praetarsus ein. Dieser Vorsprung hat zu beiden Seiten einen in je eine Krallen eintretenden Fortsatz, wie einer in Fig. 112, wieder von *Asilus*, dargestellt ist. In andern Fällen, so bei *Eristalis*, habe ich auch in der Wurzel von Seitenläppchen und Sohlenläppchen und im Empodium noch die Hypodermis finden können; auch DAHL¹⁾ hat dieselbe in der Basis der Haftlappen von *Sarcophaga* beobachtet.

Noch mehr seitlich ist der in Fig. 113 dargestellte Längsschnitt gefallen. Es ist hier gerade die nach innen gewölbte Membran sichtbar, welche die seitliche Begrenzung des Praetarsus bildet. Noch weiter nach aussen fallende Schnitte zeigen den Praetarsus und das letzte Tarsalglied ganz von einander gesondert, wie in Fig. 128 von *Eristalis*. Es wurde hier der Praetarsus genau median durchschnitten, wie aus der Lage der Sehne erhellt. Oberseits fiel der Schnitt aber etwas mehr nach aussen durch die Wurzel der Krallen, und es zeigt sich hier schon gleich die selbständige obere Wand des Praetarsus, welcher von dem obern Theil des letzten Tarsalgliedes durch einen schmalen Zwischenraum getrennt erscheint. An der Stelle, wo die Trennung zwischen Praetarsus und letztem Tarsalglied eintritt, findet sich oft jederseits ein Chitinstreifen, welcher vorn mit dem Gelenkhöcker in Verbindung steht. Ihre Lage ist aus Fig. 114 ersichtlich; auch in Fig. 107 ist der

1) Die Fussdrüsen der Insecten, in: Arch. mikr. Anat., V. 25, 1885, tab. 12, fig. 12.

Zool. Jahrb. XIV. Abth. f. Morph,

Anfang von einem derselben als hinterer Anhang des Gelenkhöckers sichtbar. Mit der durch diese Streifen gebildeten Gelenkfläche articuliren die obern Enden der Seitenläppchen (Fig. 107, 114).

Von den Querschnitten Fig. 115 und 116 durch den Praetarsus von *Asilus* traf letzterer das proximale Ende der Streckplatte; es zeigt sich hier auch die Gleitfläche im Durchschnitt, dann der weite, obere Zusammenhang zwischen Praetarsus und letztem Tarsalglied. Das Verhalten mehr distalwärts ist in Fig. 115, links, dargestellt. Dieser Schnitt fiel vor der Gleitfläche, hat aber die Streckplatte getroffen und zeigt auch an der Seite der obern gemeinsamen Partie die oben erwähnten Chitinstreifen. Noch mehr nach dem Fussende hin liegt der rechts abgebildete Theil derselben Figur. Hier ist der untere Vorsprung des letzten Tarsalgliedes nicht mehr da, indem sich derselbe nicht so weit nach vorn erstreckt; die Chitinstreifen sind in dieser Region viel breiter.

Bemerkenswerth ist noch die eigenthümliche Faltung der Hypodermis (Fig. 115).

Dass die Hypodermis bei Hymenopteren und Lepidopteren oberhalb der Sehne, welche sich an die Streckplatte festsetzt, weit proximalwärts in das letzte Tarsenglied eingestülpt ist, wurde schon früher von DAHL¹⁾ nachgewiesen. Derselbe betrachtet diese Einstülpung als Drüse, welche das Secret für das Haftläppchen liefert.

Zur Vergleichung habe ich auch von den andern Gruppen der Arthropoden mehrere Vertreter der Untersuchung unterworfen.

Da sind zunächst die **Myriopoden** zu betrachten, und wohl an erster Stelle *Scolopendrella* (Fig. 136). Bekanntlich finden sich hier allein unter allen Myriopoden 2 Krallen, welche aber von ungleicher Grösse sind. Beide zusammen sind Anhänge eines Grundstücks und bilden mit diesem den Praetarsus. Ein Empodium ist nicht entwickelt, an ihrer Stelle finden sich ein paar feine Haare.

Bei den übrigen Myriopoden (Fig. 137) hat der Praetarsus im Ganzen die Form einer einzigen Kralle. Eine besondere Streckplatte ist noch nicht ausgebildet; das Glied ist überhaupt von den vorhergehenden Tarsalgliedern nur wenig verschieden. So wie bei *Scolopendrella* wird auch hier der Praetarsus bloss durch den Muskel bewegt, welcher an dem die Streckplatte entsprechenden Theil verbunden ist.

1) Die Fussdrüsen der Insecten, in: Arch. mikr. Anat., V. 25, 1885, p. 255. Man vergl. besonders tab. 13, fig. 19, welche das Verhalten bei *Vespa* darstellt.

Die **Arachniden** zeigen sofort dadurch eine bedeutende Verschiedenheit, dass hier 2 Sehnen mit dem Praetarsus in Verbindung treten, eine ventrale und eine dorsale. Es möge als Beispiel Fig. 138, welche das Verhalten beim Scorpion vorstellt, angeführt werden. Die ventrale Sehne ist an einer oft schon gerippten Streckplatte angeheftet; eine Gleitfläche ist nicht entwickelt, und es bildet das Ende der Unterseite des letzten Tarsalgliedes überhaupt keinen Vorsprung. Für dieses von den Insecten abweichende Verhalten vergleiche man besonders Fig. 140 mit Fig. 111 und 112.

Besonders merkwürdig ist noch die Thatsache, dass die Krallen nicht mit dem letzten Tarsalglied gelenkig verbunden sind, indem hier der Gelenkhöcker gänzlich fehlt. Die Articulation findet sich eben im Praetarsus selbst, indem dieser im prominalen Theil einen starken Chitinring aufweist, welcher oben 2 laterale Gelenkhöcker für die Krallen trägt. Theils an diesem Chitinring, theils an der davor liegenden dünnern dorsalen Haut des Praetarsus ist die obere Sehne angeheftet. Die Krallen sind meist in der Zweizahl vorhanden.

Sehr verschiedenartig ist das Empodium, für welches in dieser Gruppe der Name „Pseudonychium“ geläufig ist. Dieses ist mit dem oben beschriebenen Chitinring fest verbunden. Gerade bei den *Scorpionidae* ist der Praetarsus von bedeutender Entwicklung; er ist hier von den Seiten abgeplattet und fast ebenso hoch wie das vorhergehende Fussglied. Das Empodium sieht hier wie eine kleine Kralle aus.

Ganz dasselbe Verhalten findet sich bei den Pedipalpi wieder, wie die sich auf *Thelyphonus* beziehenden Abbildungen (Fig. 140, 141) zeigen.

Bei den *Araneidae* (Fig. 142—148) ist der Praetarsus sehr klein, sonst aber der Hauptsache nach gleich gebildet. Mehr in biologischer als in morphologischer Hinsicht von Bedeutung ist es, dass die Krallen und auch das Empodium meistens am untern Rand mit mehreren Zähnen besetzt sind, wie solche in der Abhandlung von OHLERT, „Beiträge zu einer auf die Klauenbildung gegründeten Diagnose und Anordnung der preussischen Spinnen“¹⁾, beschrieben und abgebildet sind.

Vielfach ist das Empodium gar nicht ausgebildet. Es kommt dann aber meistens zu beiden Seiten der Ventralhälfte des Praetarsus ein Büschel Borsten vor, welche am Ende kolbenartig erweitert zu

1) in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1854, p. 233.

sein pflegen. Es sind dies in Chitinringen wurzelnde, je zu einer Hypodermiszelle gehörige Chitinhaare. Solche sind auch die als Vorkrallen (LEBERT) beschriebenen Anhänge des Tarsus, wie sie z. B. bei *Epeira* vorkommen, nur sind diese durch Grösse und die Entwicklung zahnartiger Vorsprünge ausgezeichnet, wodurch sie einigermaassen in ihrem Aussehen an die gezähnten Krallen erinnern; morphologisch sind sie davon aber ganz verschieden, können also auch nicht, wie es von TUFFEN WEST behauptet und auch z. B. von PAGENSTECHER angenommen wurde, als Vorläufer der Krallen betrachtet werden. Sehr stark sind dieselben z. B. an den Hinterfüssen von *Epeira* (Fig. 148). Besondere Muskeln habe ich an denselben, entgegen PAGENSTECHER¹⁾, nicht beobachten können. In der Regel ist der Praetarsus bei den Spinnen weit in den vorspringenden ventralen Theil des Tarsus zurückgezogen.

Auch der mit einfacher Kralle versehene Praetarsus der weiblichen Kieferfühler steht mit 2 Sehnen, wie hier gewöhnlich, in Verbindung. Noch kommen hier gelegentlich, obgleich sehr selten, als Variation 2 Krallen vor, wie OHLERT einmal bei einem *Xysticus* fand; auch beobachtete er einen Fall, wo das Analogon der Kralle an einem männlichen Taster verdoppelt war²⁾.

Ausnahmsweise kommt am Spinnenfuss auch ein Haftlappen vor; so nach PAGENSTECHER³⁾ bei *Attus phrynoides* W., bei welchem die langen Vorderfüsse eine einzige, plumpe, aufgetriebene, nicht gezähnte Kralle mit einem Haftlappen haben.

Die Mehrzahl der *Phalangidae* (Fig. 149) trägt an den Füssen nur je eine Kralle. Auch diese obere steht hier mit 2 Sehnen in Verbindung, einer obern und einer untern. Ein besonderer Chitinring an der Basis des Praetarsus ist hier nicht erkennbar. Das ganze Glied bildet eine Kralle, welche nun aber, da mit dem Chitinring auch die Gelenkhöcker fehlen, mit 2 seitlichen Fortsätzen des distalen Endes des letzten Tarsalgliedes articulirt. Auch an der zuerst gebildeten embryonalen Cuticula fand ich den Praetarsus schon ganz gut entwickelt und von derselben Bildung wie beim erwachsenen Thier.

Der Praetarsus der *Pseudoscorpionidae* (Fig. 150) ist verhältnissmässig gut entwickelt. Ausser den 2 Krallen trägt er hier am Ende der Unterseite ein als Haftlappen fungirendes Empodium. In einem

1) Allgemeine Zoologie, V. 4, p. 406.

2) l. c. p. 236.

3) Allgemeine Zoologie, V. 4, p. 406.

Beitrag zur Morphologie der Pedipalpi von LAURIE¹⁾, worin zugleich die Gliedmaassen der Arachnoiden unter einander verglichen werden, wird der Basaltheil des Praetarsus der Pseudoscorpioniden als sehr kleines, 7. Glied mitgezählt. In den Schemata der übrigen Arachnoiden dagegen hat dieser Autor meinen Praetarsus nicht als besonderes Glied angeführt. Am 1., die Scheere tragenden Fusspaar, ist der Praetarsus durch den beweglichen Finger vertreten.

In keiner Abtheilung der Arachnoiden zeigt das Endglied der Füsse so bedeutende Abänderungen wie bei den Acarinen (Fig. 151—156). Noch am einfachsten dürfte es z. B. bei den Hydrachnen (Fig. 151) gebildet sein. Hier ist es überhaupt sehr klein, ganz an der untern Ecke des quer abgestutzten Tarsalgliedes angesetzt. Die 2 Krallen können nach oben geschlagen, in der halbkuglig ausgehöhlten Endfläche dieses Gliedes versteckt werden. Ein Empodium fehlt.

Etwas länger wird es bei *Thrombidium* (Fig. 152). Es findet sich hier schon im Anfang die Entwicklungsrichtung, welche für die Acarinen charakteristisch ist: Verlängerung des Praetarsus, während derselbe sehr dünn bleibt. Meistens geht damit in den extremern Fällen secundäre Gliederung gepaart. Bei einer Schildkrötenzecke (*Amblyomma geayi* NEUM., Fig. 153) sind schon 2 solche secundäre Articulationen sichtbar.

Hinter der Krallenwurzel lässt sich auch hier ein Chitinstück beobachten, mit welchem die Krallen articuliren. Das Empodium ist hier breit, kissenförmig und als Haftorgan von Nutzen. In dieser Form kommt es bei vielen Acarinen, so z. B. bei vielen *Gamasidae*, vor, und es will mir scheinen, dass die Saugnäpfe der Acariden wohl oft durch Umwandlung des Empodiums geliefert werden. Nach TUFFEN WEST²⁾ kann dieser Haftlappen selbst in vereinzelter Fällen mit Hafthaaren bekleidet sein. Bei den *Oribatidae* dagegen ist das Empodium gewöhnlich krallenförmig. Mehrere Acarinen besitzen nur je eine Kralle an den Beinen (z. B. die *Phytoidae*). Wenn nach PAGENSTECHER³⁾ die Gattung *Heterotrichus* an jedem Bein 14 Krallen aufweisen soll, so sind hier wohl krallenartige Haare gemeint, wie wir ihnen auch namentlich an Arachnidenfüssen öfters begegnen.

Schon seit längerer Zeit ist als besondere Eigenthümlichkeit des Fussendes der *Solpugidae* (Fig. 156—158) die Thatsache beobachtet, dass hier die Krallen selbst zweigliedrig sind. Im Uebrigen herrscht

1) Morphology of the Pedipalpi, in: Journ. Linn. Soc. London, V. 25, 1896, p. 36

2) The foot of the fly, in: Transact. Linn. Soc., V. 23, 1862, p. 418.

3) Allgemeine Zoologie, V. 4, p. 403.

auch hier das gewöhnliche Schema der Arachnoiden vor. Die obere Sehne ist an einem halbmondförmigen Chitinstück befestigt, mit welchem die Krallenwurzeln gelenkig verbunden sind. Nach unten hin geht dieser Halbmond jederseits in einen Chitinbogen über, welche zwei sich in der ventralen Medianlinie fast begegnen.

Gleich dahinter ist die Anheftungsstelle der untern Sehne.

Das Empodium zeigte sich bei der von mir untersuchten Art als grosser, unbehaarter, an der Spitze zweilappiger Haftlappen; in andern Fällen ist es viel tiefer gespalten, wie bei mehreren *Ceroma*-Arten, wo die zwei Anhänge über den Krallen höchstens an der äussersten Basis zusammenhängen und sehr lang und schmal sind, zumal viel länger als die Krallen¹⁾. Es können aber bei Solpugiden auch diese Anhänge ganz fehlen, wenigstens an bestimmten Füssen. Auch in die Krallen tritt ein Tracheenast ein. An jeder Kralle ist die Spitze als besonderes Stück abgeschnürt und gelenkig mit dem längern, proximalen Theil verbunden. Es findet sich hierfür oberseits ein gefurchter Gelenkhöcker am Ende des letztern Theils.

An dem 3. Gliedmaassenpaar, welches bekanntlich den Kiebertastern ähnlich sieht, sind die Krallen sehr klein und eingliedrig. Nach BERNARD²⁾ findet sich an denselben, wie zu erwarten, eine obere und eine untere Sehne.

Ueber *Limulus* habe ich wenig mitzutheilen.

Die beweglichen Finger an den Scheerenfüssen sind mit je 2 Sehnen verbunden. Dasselbe ist der Fall mit dem Endglied des 6., keine Scheere tragenden Extremitätenpaares.

Das 5. Glied derselben trägt 4 lamellenförmige Anhänge, das 6. deren einen, welcher mehr zugespitzt ist; alle diese sind aber nur passiv beweglich. Das letzte Glied zeigt bei *Limulus* überhaupt nichts Besonderes; es verjüngt sich einfach nach der Spitze hin.

Der letzte Beinabschnitt der **Crustacea** ist, wenigstens in den höhern Abtheilungen, als Dactylopodit bekannt. Wie bei den Arachnoiden, sind am proximalen Ende 2 Sehnen angeheftet, eine untere und eine obere. Letztere liegt aber meistens, im Zusammenhang mit der schief gestellten Articulationsebene, mehr oder weniger an der Seite des betreffenden Gliedes.

Das Ende dieses Dactylopoditen verdient noch eine genauere Be-

1) Vergl. PURCELL, New and little known South-African Solifugae, in: Ann. South-African Mus., V. 1, p. 396, fig. 13b.

2) Comparative morphology of Galeodidae, in: Trans. Linn. Soc. London, 1896, p. 334.

trachtung. Untersucht man dasselbe z. B. bei *Idotea* (Fig. 159—162), so ergibt sich, dass das Dactylopodit sich nicht einfach in die sogenannte Endklaue zuspitzt, sondern dass letztere durch ein besonderes Gelenk mit dem vorhergehenden Theil verbunden ist. Da zugleich in die Krallen ein bedeutender Theil der Matrix hineintritt, so will es mir scheinen, dass auch hier diese Krallen nicht einem Haare oder einer Borste homolog zu setzen sei, sondern dass sie als abgeschnürter Theil des Dactylopoditen zu betrachten sei, welche somit hier secundäre Articulation zeigt.

Besser entwickelt ist dieses Verhalten noch bei den Onisciden. Es findet sich hier unterseits am Ende der ersten Partie des Dactylopoditen ein langer Dorn, welcher fast das Ende der Krallen erreicht. Bei mehreren Sphäromiden ist an derselben Stelle ein dicker, zahnartiger Vorsprung zu beobachten. Wenn GERSTAECKER in: BRONN's Thierreich¹⁾ angiebt, dass hier die Endklaue unten einen Zahn trägt, so lässt sich hinzufügen, dass hier dieser Zahn nicht an, sondern vor der beweglich eingelenkten Endspitze wurzelt.

Noch eigenthümlicher entwickelt ist das letzte Fussglied bei *Jaera albifrons* LEACH (Fig. 165, 166). Es ist dasselbe hier ziemlich kurz und breit; die Krallen selbst ist klein, nach unten gebogen. Ausserdem finden sich nun hier aber vor der Krallen, an der Oberseite 2 krallenartige Anhänge, welche mir nicht etwa grosse Borsten, sondern echte Hypodermisfortsätze zu sein scheinen. Es sind hier also nicht 2, wie GERSTAECKER²⁾ angiebt, sondern 3 krallenartige Organe vorhanden. Nach diesem Autor soll auch bei *Janira* und *Munna* derartige vorkommen.

Ein Beispiel geringerer Entwicklung des Endtheils zeigt *Asellus* (Fig. 164). Hier ist an der Oberseite die Krallen nicht einmal durch ein Gelenk, sondern fest mit dem vorhergehenden Theil verbunden. Dasselbe findet sich noch in grösserm Maasse bei *Gammarus* (Fig. 167).

Auch bei den Decapoden lässt sich die Krallen am Dactylopoditen noch wiederfinden, wenngleich sie hier sehr reducirt ist. So zeigt sie sich am 2. Fusspaar von *Astacus fluviatilis* als kurzer, dicker, gelber Zahn. Auch die vorspringende ventrale Endpartie des Dactylopoditen ist intensiv gelb gefärbt.

Es liegt nun, wenn überhaupt eine Vergleichung der Beinabschnitte der Crustaceen mit denen anderer Arthropodengruppen zulässig ist,

1) V. 5, Abth. 2, Isopoden, p. 31.

2) l. c. p. 31.

wofür meines Erachtens trotz aller Verschiedenheit doch das viele Gemeinsame wohl ein Recht giebt, die Frage nahe, was nun hier mit dem Praetarsus homolog ist. Da haben wir nur die Wahl zwischen dem Dactylopoditen und der Klaue selbst. Haben wir es hier mit einem 2gliedrigen Praetarsus zu thun, oder ist die Klaue allein mit dem Praetarsus zu vergleichen, während der übrige Theil des Dactylopoditen noch einen Abschnitt des Tarsus darstellt? Da meine ich, dass das Verhalten der Sehnen bestimmt zu Gunsten der erstern Auffassung spricht. Die Uebereinstimmung mit den Arachnoiden in dieser Hinsicht ist so gross, dass wir auch hier in dem ganzen, auf den Anheftungspunkt der Sehne folgenden Theil den Praetarsus erblicken dürfen. Dieser ist dann also hier secundär 2gliedrig, in einer Weise, wie es sonst bei den Arthropoden nicht vorkommt. Denn das dorsale Gelenk am Praetarsus vieler Arachnoiden ist an der Ventralseite gar nicht angedeutet, und bei den secundären Gliederungen der Acarinen ist gerade der an der Sehnenanheftung vorangehende Theil verlängert und in verschiedene Abschnitte getheilt.

Besonders interessirten mich auch die *Pycnogonidae* (Fig. 168 bis 170). Gerade in neuester Zeit wurde auf die Bildung des Endabschnitts der Beine in dieser Gruppe wieder einmal besonders hingewiesen. MEINERT¹⁾ hat nämlich bemerkt, dass die zwei hier an dem klauenförmigen Endglied an der Wurzel oberseits vorkommenden krallenförmigen Gebilde zu vergleichen seien mit den echten Krallen der Arachnoiden und Insecten, Gebilde, welche bei den Crustaceen fehlen. Es wird dies von ihm als neues Argument für die Arachnoidennatur der Pycnogoniden angeführt. Es heisst nämlich in seiner Abhandlung: „These auxiliary claws [d. h. die 2 kleinen Krallen] are really the terminal claws of the foot, originating from and attached to the last joint (the claw) of the foot. In so far they are real claws, and correspond to the claws in the Arachnoids and most Insects; corresponding claws are wanting in the Crustacea, and therefore their presence in the Pycnogonida is of no small systematic importance.“ Die grosse Klaue selbst ist nach ihm „only the last terminal joint of the leg (corresponding to the claw in the larva of the Staphylinids and of most Coleoptera)“. MEINERT macht also einen Unterschied zwischen der Kralle letzterer Insecten und den 2 gewöhnlichen Insectenkrallen.

Was nun die Anwesenheit der 2 kleinen Krallen betrifft, so meine

1) in: The Danish Ingolf-Expedition, V. 3, 1899.

ich, dass MEINERT dieser in so fern zu viel Bedeutung zuschreibt, als wir auch bei den Crustaceen derartigen Gebilden begegnet sind. Es waren doch auch am Praetarsus von *Jaera* 2 Anhänge vorhanden, welche sich als Krallen deuten liessen. Es liesse sich also ganz gut vorstellen, dass, auch wenn die Pycnogoniden den Crustaceen sehr nahe ständen, sich eben solche Krallen secundär entwickelt hätten, wie es auch bei den genannten Isopoden der Fall ist.

Da sich in DOHRN's Monographie dieser Gruppe¹⁾ schon eine eingehende Beschreibung des Gelenks an der Basis der Endklaue findet, möge hier als Beispiel das Verhalten bei *Nymphon grossipes* F. (Fig. 168—170) näher erörtert werden. Der Praetarsus ist hier relativ lang. Unterseits ist an der Wurzel keine besondere Streckplatte entwickelt, sondern es setzt sich hier die Medianpartie dieses Gliedes unmittelbar in die Sehne fort, welche auch, aber für einen geringen Theil, von einem Fortsatz des eingeschlagenen Ventralendes des vorletzten Beingliedes geliefert wird. Auch an der Oberseite findet sich eine Sehne, welche an einem Chitinhöcker endet. Dieser Höcker bildet die mittlere Partie eines Chitinhalbrings, welcher jederseits mit dem stark chitinisirten Hinterrand der Krallen in Verbindung steht. Die Krallen hat nämlich zu beiden Seiten einen Fortsatz, welcher mit einem eben solchen, der sich an der Seite des letzten Beingliedes findet, articulirt. Oberseits bleibt zwischen dem erstgenannten Halbring und dem Hinterrand der Krallen eine membranöse Partie übrig, welche die beiden Krallen (Nebenkrallen) trägt. Namentlich bei mehreren *Nymphon*-Arten erreichen dieselben eine bedeutende Entwicklung, sie bleiben aber meistens kürzer als die Klaue selbst. Die Anordnung der 2 Krallen zusammen auf einer membranösen Partie spricht wieder bestimmt gegen die Auffassung derselben als modificirte Borsten. Vergleicht man das Verhalten bei *Nymphon* mit demjenigen, was wir bei andern Arthropoden gefunden haben, so zeigt sich noch am meisten Annäherung an die Arachnoiden. Namentlich die Anheftung der obren Sehne und die Anordnung der Krallen spricht dafür, ebenso jegliches Fehlen einer secundären Gliederung des Praetarsus, wie dasselbe bei den Crustaceen so oft gefunden wird.

Bei einigen Pycnogoniden, so z. B. bei *Pycnogonum littorale*, findet sich von den Krallen und auch von der membranösen Stelle, auf der dieselben zu stehen pflegen, keine Spur. Es liesse sich fragen, ob dies ein secundäres oder primitives Verhalten wäre. Obwohl mir

1) Die Pantopoden des Golfes von Neapel, 1881, p. 25—27.

hierauf zur Zeit keine bestimmte Antwort zu geben zu sein scheint, will es mir doch vorkommen, dass die Annahme, es seien in dieser Gruppe die Krallen in der Rückbildung begriffen, die richtige ist. Ueberhaupt hat das Auftreten der Nebenkralen hier in ihrem meistens bedeutendem Zurücktreten der grossen Klaue gegenüber, wenn man dieses Verhalten mit dem gewöhnlichen Zustand bei den Arthropoden vergleicht, das Gepräge von etwas Rudimentärem, und was z. B. *Pycnogonum littorale* anlangt, so sind die besten Kenner dieser Gruppe darüber einig, dass diese Gattung wohl eine der am meisten modificirten darstellt.

Für diese Frage scheint es mir auch besonders wichtig, dass wenigstens eine Pycnogonide bekannt ist, wo die Hauptkralle von den Nebenkralen an Länge weit überragt wird. Ueber dieses Verhalten theilt DOHRN Folgendes mit: „Als sehr auffallende Ausnahme ist der Befund bei *Ammothea biunguiculata* zu erwähnen, bei welcher die Hauptkralle gänzlich rudimentär geworden ist auf Kosten der stärker entwickelten Nebenkralen. Es ist mir nicht gelungen, über ihre Function irgend welche Beobachtung zu machen, so bin ich denn auch nicht im Stande, für die Verschiedenheit ihrer Ausbildung irgend welchen Grund anzudeuten“¹⁾. Die bezüglichen Figuren (tab. 8, fig. 2 u. 3) zeigen eine auffallende Aehnlichkeit mit einem Arachnoidenpraetarsus. Ich möchte denn auch der Ansicht sein, dass wir es hier wohl mit einem primitiven Verhalten zu thun haben; wenigstens scheint mir diese Annahme ebenso gerechtfertigt zu sein wie die entgegengesetzte DOHRN's, dass hier die Hauptkralle gänzlich rudimentär geworden sei. Merkwürdiger Weise fehlen bei einer andern Art derselben Gattung (*Ammothea uniunguiculata*) gerade die Nebenkralen.

Aus dem Obenstehenden erhellt, dass ich mich denjenigen Forschern anschliessen möchte, welche die Kralle der Pycnogoniden als 9. Beinglied auffassen. Besonders die active Beweglichkeit mittels der beiden Sehnen scheint mir hier von entscheidender Wichtigkeit zu sein, dann auch die vergleichend anatomischen Verhältnisse. Die Aehnlichkeit zwischen Haupt- und Nebenkralen ist immerhin nur eine äussere und ist auch durchaus nicht befremdend, indem alle die 3 Krallen nach meiner Auffassung die Endspitzen eines einzigen Gliedes darstellen. An der Wurzel dieses Gliedes inseriren sich die Sehnen. Die mehr oder minder passive Beweglichkeit der Nebenkralen thut hier nichts zur Sache.

1) Die Pantopoden des Golfes von Neapel, p. 26; man vergl. auch p. 105.

Dass bei *Pallene phantoma* DOHRN „die Nebenkralen an der Basis mitunter noch 2—3 kleinere, senkrecht auf sie gestellte Dornen tragen“¹⁾, wäre auch für unsere Ansicht als Argument anzuführen, wenn es sich hier wirklich um stärkere Haare handelte; es scheint dies nach DOHRN's Figur (tab. 14, fig. 3) wohl der Fall zu sein, doch bin ich darüber nicht sicher, weil die betreffenden Gebilde auf p. 185 von diesem Autor als secundäre „Kralen“ beschrieben werden.

Es bleibt nun noch die Gattung *Peripatus* (Fig. 171—174) mit Hinsicht auf unser Thema zu untersuchen. Gerade der Umstand, dass schon seit Langem die Anwesenheit von Kralen bei diesen Thieren als von grosser Bedeutung erachtet wurde, so sehr, dass der Name der ganzen Gruppe Onychophora diesem Kennzeichen entnommen wurde, macht es interessant, das Verhalten dieser Kralen mit denjenigen anderer Arthropoden zu vergleichen. Bekanntlich besteht jede Extremität bei *Peripatus* aus zwei Theilen, von welchen der proximale als Bein, der distale als Fuss unterschieden wird. Beide Theile sind durch ein dünnes Verbindungsstück mit einander verbunden. Es zeigt sich nun, dass der Fuss mit 2 Spitzen endet, in welche sich auch die Matrix fortsetzt, welche aber besonders dadurch ausgezeichnet sind, dass hier die Chitinschicht eine bedeutende Entwicklung erlangt hat. Diese Spitzen sind eben die beiden Kralen. Es leuchtet somit ein, dass auch hier die Kralen zunächst als Wucherungen oder Ausstülpungen der Hypodermis aufzufassen sind, ohne irgend welchen Zusammenhang mit Haaren oder Borsten, welche letztere Gebilde denn auch bei *Peripatus* ganz fehlen, wenigstens in dem Sinne, wie sie bei den andern Arthropoden gefunden werden, denn die Chitinstifte auf den primären Papillen BALFOUR's²⁾ sind nach den Mittheilungen dieses Forschers ganz anderer Natur. Es stimmen somit die Kralen in dieser abweichenden Gattung ganz mit denjenigen anderer Arthropoden überein, was die morphologische Bedeutung anlangt. Gerade weil hierin die Arthropoden unter einander verschieden sind, interessirte mich besonders die Anheftungsstelle der bezüglichen Muskeln. Längsschnitte durch den Fuss zeigten nun, dass der einzige, hier in Betracht kommende Muskel mit dem obern Theil der Kralenwurzel in Verbindung steht und auch im Beinglied dicht an der Oberseite zu verfolgen ist. Dieser Muskel findet sich auch in BALFOUR's fig. 20, tab. 18, seine Anheftungsstelle ist hier aber nicht präcis genug ange-

1) DOHRN, Die Pantopoden des Golfes von Neapel.

2) The anatomy and development of *Peripatus capensis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc., (N. S.) V. 23, 1883, p. 213.

geben, indem sich nur im Allgemeinen daraus entnehmen lässt, dass derselbe nach den Krallen verläuft. Es zeigt sich somit die wichtige Thatsache, dass *Peripatus* in dieser Hinsicht sich von allen Arthropoden unterscheidet, da bei Crustaceen und Arachnoiden auch immer ein unterer Muskel vorhanden ist, während bei den Insecten und Myriopoden gerade der obere Muskel fehlt.

Der Theil der Extremität, von welchem die Krallen unmittelbare Anhänge sind, d. h. also der sogenannte Fuss, lässt sich hier meines Erachtens als Praetarsus deuten. Allen übrigen Abschnitten der Beine homolog würde dann hier der noch ganz undifferenzierte proximale Theil sein.

Wie Fig. 174 zeigt, wird die Wurzel der Kralle von einem Hautlappen überdeckt, welcher wohl dadurch besonders stark erscheint, weil hier die Krallen in zurückgezogenem Zustand fixirt wurden.

Es möge hier nun zunächst eine kurze Zusammenfassung der Hauptbefunde folgen.

Wenn wir hierbei mit den Crustaceen anfangen, so finden wir hier das letzte Beinglied, wenigstens in den höhern Abtheilungen, als meist bedeutend entwickelten Dactylopodit. In den niedern Abtheilungen ist die Zahl der Beinglieder überhaupt sehr schwankend und das letzte Glied nicht besonders differenziert.

Der Dactylopodit wird von einem obern und einem untern Muskel bewegt; sehr oft ist der distale Theil durch eine secundäre Articulation mit dem proximalen Theil verbunden. Es ist hierbei aber bloss eine passive Bewegung möglich, denn besondere Muskeln fehlen. Diese Articulation ist wohl bloss dadurch von Nutzen, dass nun das Abbrechen der Spitze weniger leicht geschieht.

Nur ausnahmsweise, z. B. bei *Jaera*, *Janira*, *Munna*, kommt es zur Ausbildung von krallenartigen Anhängen, welche dann dem proximalen Theil des Dactylopoditen ansitzen.

Bei *Limulus* ist das Endglied ebenso einfach wie bei den Crustaceen und zeigt selbst keine Spur secundärer Articulation.

Auch bei den Arachnoiden finden sich 2 Sehnen, eine obere und eine untere, am Endglied (Praetarsus) verbunden. Die 2 Krallen sind hier deutlich als directe Fortsätze, Wucherungen dieses Gliedes selbst erkennbar. Sie articuliren mit je einem Gelenkhöcker, welcher einem proximalwärts im Praetarsus liegenden Halbring angehört. Es ist also auch hier eine secundäre Articulation vorhanden, welche aber,

anders als bei den Crustaceen, nur an der Oberseite vorhanden ist und unmittelbar auf die Sehne folgt. Das Empodium ist vielfach krallenartig, zeigt sich aber doch auch oft als Haftapparat. Bei den Acarinen hat die secundäre Articulation in ausgedehnter Weise stattgefunden.

Die Pycnogoniden zeigen im Allgemeinen den Charakter der Arachnoiden. Nur sind hier die Krallen meistens verhältnissmässig klein oder fehlen bisweilen ganz. Doch ist in vereinzeltten Fällen gerade die Hauptkralle sehr klein, während die Nebenkrallen stark entwickelt sind.

Bei den Myriopoden und Insecten finden wir sehr einfache, in mehreren Fällen aber wohl durch Reduction entstandene Zustände da, wo nur eine Kralle vorhanden ist. Es ist dies der Fall bei allen Myriopoden (ausser *Scolopendrella*), bei Pediculiden, Poduriden, vielen Mallophagen, bei Cocciden, *Bittacus*, *Hybasa* (Orthoptera) und Pselaphiden und einigen andern Coleopteren und unter den Hemipteren bei *Belostoma* (Vorderfüsse), ferner bei den Larven der metabolen Insecten (ausgenommen die Larven der meisten Carabiden, Dytisciden, Gyriniden und Neuropteren)¹⁾. Da stellt die Kralle selbst fast das ganze Endglied dar. Die Gelenke können mehr oder weniger differenzirt sein; bei Pediculiden haben sie z. B. eine hohe Stufe erreicht. Letzteres ist auch meistens bei den zweikralligen Insectenfüssen der Fall. Es lassen sich hier die Streckplatte, die Gleitfläche und oft auch die zwischen Streckplatte und Empodium liegende Strecksohle deutlich erkennen. Wie auch beim einkralligen Insectenfuss, findet die dorsale Articulation durch einen besondern Höcker des letzten, also dem Praetarsus vorangehenden Tarsalgliedes statt. Es findet sich bei allen Insecten und Myriopoden bloss die an der Streckplatte endende Sehne.

Das sehr verschiedenartig entwickelte Empodium trägt mit den vielfach vorhandenen Seitenläppchen (*Lobuli laterales*) zur Complicirung des Praetarsus bei. Mehrmals haben sich auch besondere Läppchen unter der Krallenwurzel entwickelt, welche wir als Krallenläppchen (*Lobuli unguiculares*) unterschieden haben.

Was *Peripatus* anlangt, so zeigte sich hier die merkwürdige Thatsache, dass derselbe mit den Insecten darin übereinstimmt, dass nur ein einziger Muskel für das Endglied da ist, sich von denselben aber unterscheidet durch die dorsale Lage dieses Muskels.

1) KOLBE, Einführung in die Kenntniss der Insecten, p. 285. Wenn BRAUER bezüglich der Larve von *Panorpa communis* L. bemerkt, dass er hieran keine Krallen bemerken konnte, so ist hier wahrscheinlich der Praetarsus ganz den übrigen Gliedern gleichartig.

Es möge jetzt über die Natur der Krallen einiges gesagt werden. Da scheint es mir zunächst unabweisbar, dass dieselben nur directe Fortsätze, Wucherungen der ganzen Haut des Praetarsus sind, also nicht homolog mit Haaren oder Borsten. Letztere gehören je einer einzigen Hypodermiszelle an, erstere können noch eine Anzahl Hypodermiszellen in ihrem Innern beherbergen. Es scheinen mir zunächst folgende Gründe für diese Ansicht zu sprechen: Zunächst lässt sich dieses Verhalten in vielen Fällen, so z. B. schon bei *Peripatus*, direct beobachten. Sie sind hier, wie gewöhnlich an der Innenseite, mit einer Hypodermissschicht bekleidet und communiciren durch eine weite Oeffnung mit dem übrigen Theil des Praetarsus. Dann sind öfters selbst Tracheen in der Kralle nachweisbar (z. B. sehr schön bei *Pediculus*). Ferner können die Krallen selbst wieder echte Haare oder Borsten tragen. Es kommt dies namentlich bei vielen Hymenopteren vor, jedoch auch bei Orthopteren, Hemipteren. Bisweilen sind die Krallen an der Wurzel verwachsen (z. B. bei mehreren Curculioniden), was auch bei echten Haaren nicht beobachtet wird. Während starke Borsten in einem Chitinring eingepflanzt zu sein scheinen, ist dies mit den Krallen nicht der Fall. Die Krallen haben also mit den Haaren nichts zu thun, wenn man wenigstens mit letzterm Namen nicht alle langen, spitzen Anhänge bezeichnen will. Dann ist es aber gar kein morphologischer Begriff.

Es liesse sich nun fragen, wie die Krallen entstanden sind. Es sind da zwei Ansichten möglich. Entweder hat das Endglied sich am Ende gespalten, oder es entstehen die Krallen als dorsale Anhänge vor der Spitze des Endglieds. Es leuchtet ein, dass bei ersterer Auffassung der zweispitzige, bei letzterer der dreispitzige Zustand des Praetarsus der primitivste ist. Es scheint mir schwer, für die eine oder andere Ansicht entscheidende Beweise anzuführen. Für die Spaltung spricht einerseits das Verhalten bei *Peripatus*, wo von einer 3. Spitze, welche dann also das Empodium darstellen würde, keine Spur vorhanden ist, andererseits auch der Umstand, dass bei den Insecten sich keine Fälle finden, wo die Krallen sich als kleine Anhänge am Praetarsus zeigen. Bei den Metabolen zeigt sich z. B. die directe Umwandlung vom einkralligen Fuss in den zweikralligen, letzterer oft ohne Spur eines Empodiums.

Die einzigen Thatfachen, welche mir für die andere Auffassung zu sprechen scheinen, sind die Verhältnisse bei einigen Isopoden und bei den Pycnogoniden. Bei *Jaera* sind die Krallen wohl ohne Zweifel als dorsale Anhänge entstanden, wie der normal vorhandene, hier secundär abgegliederte distale Theil des Dactylopoditen lehrt. Letzterer wird

hier also gewissermaassen zu einem Empodium. Auch bei den Pycnogoniden haben die Krallen das Ansehen secundärer Anhänge, doch haben wir es hier wohl mit Rückbildungszuständen der Krallen zu thun. Es ist auch nicht unmöglich, dass die Krallen bei den Branchiaten (vielleicht + Arachnoiden) auf die eine, bei den übrigen Tracheaten auf die andere Weise entstanden sind.

Mit letzterer Frage hängt die Bedeutung und die primitive Form des Empodiums unmittelbar zusammen. Bei der Spaltungsannahme fehlt das Empodium nämlich zunächst ganz, bei der andern ist es von vorn herein als die primäre Endspitze des Praetarsus vorhanden. Es zeigt sich nun wenigstens, dass das in letzterm Falle primitive, krallenartige Empodium bei den Insecten sehr selten ist; es findet sich z. B. bei *Lepisma*, einigen Coleopteren, unter den Dipteren bei *Leptogaster*. Auch bei *Scolopendrella* und bei Insectenlarven fehlt das Empodium. Bei den Arachnoiden dagegen ist das Empodium oft krallenförmig.

Es lässt sich also vermuthen, dass bei den Insecten wenigstens das Empodium erst secundär eine stärkere Entwicklung erreicht und sich da zunächst zu einem Haftkissen entwickelt hat. Als solches kommt es bei einigen Dermapteren, bei Plecopteren, bei vielen Orthopteren, bei Thysanopteren, Neuropteren, Panorpaten, Hymenopteren, Trichopteren, Lepidopteren und unter den Dipteren bei den Tipuliden vor. Bei stärkerer Entwicklung wird es von besondern Chitinringen gestützt. Die Unterseite ist in allen diesen Fällen unbehaart.

Bei weitaus den meisten Dipteren ist von dem Empodium nur noch ein Rudiment übrig geblieben und dessen Function oft von einem besondern Fortsatz der Strecksohle (dem Sohlenläppchen) übernommen. Daneben sind dann in vielen Fällen die Seitenläppchen stark entwickelt; alle diese Läppchen tragen an der Unterseite einen dichten Besatz von Hafthaaren. Namentlich die höchst stehenden Dipteren haben als Haftapparat nur die Seitenläppchen bewahrt, indem der Sohlenfortsatz borstenähnlich wurde. Ich will hier noch bemerken, dass OCKLER unter dem Namen Streckborste zweierlei Organe zusammenfasst: zunächst das schmale Empodium, wie es z. B. viele Coleopteren aufweisen, dann aber auch den borstenartigen Sohlenfortsatz vieler Dipteren.

Bei mehreren Coleopteren und Hemipteren tritt die unterseits an die Krallenwurzel grenzende Membran mehr oder weniger lappenartig hervor. Namentlich bei den Hemipteren sind diese Krallen-Haftläppchen oft sehr gross. Es kann hierbei die Ventralseite der Kralle mehr oder weniger mit in den Haftlappen aufgenommen werden, so

dass im extremsten Fall die Kralle selbst in einen Haftlappen umgebildet wird, welcher nur noch oberseits Spuren starker Chitinisirung zeigt. Das findet sich bei mehreren Hemipteren, bei einigen Coleopteren (z. B. einige Krallen von *Psilothrix nobilis* GYLH.), bei vielen Krallen von Ephemeriden und vereinzelt bei Dipteren (bei dem Liponeuriden *Hapalothrix lugubris* LÖW.).

Von Seitenläppchen finden sich in den niedern Insectenordnungen entweder keine oder nur sehr geringe Spuren. Bei einigen Neuropteren sind sie etwas besser entwickelt, treten aber bei den Trichopteren, Lepidopteren und Dipteren in voller Entfaltung auf. In den zwei erstgenannten Gruppen sind sie in der Regel gross, und wenn sie bei Lepidopteren z. B. fehlen, dürften sie wohl rückgebildet und schliesslich verloren gegangen sein. Für *Papilio* lässt sich z. B. schwer behaupten, dass das Fehlen der Seitenläppchen ein primitives Verhalten sei. In diesen zwei Gruppen sind sie in gleicher Weise entwickelt, sie bilden flache, am Rande mehr oder weniger in Fetzen getheilte oder grössere Einschnitte zeigende Läppchen, welche GRABER und OCKLER als Greiforgane betrachten, indem sie mit ihren Härchen zwischen denen der Pflanzen haften. Bei den Dipteren scheint sich die Sache etwas anders zu verhalten. Hier sind sie bei vielen Vertretern der niedrigsten Familien, so bei allen Tipuliden, sehr winzig, und es liegen keine Gründe vor, hierbei etwa Rückbildung in Anspruch zu nehmen. Bei vielen höhern Dipteren sind sie auf Kosten des Empodiums weiter entwickelt und tragen dann an ihrer Unterseite einen dichten Besatz von Hafthaaren.

Man muss sich also bei der gemeinschaftlichen Stammform der immerhin verwandten Ordnungen der Trichopteren, Lepidopteren und Dipteren einen indifferenten Zustand denken, mit noch unbedeutenden Seitenläppchen, aus welchen sich einerseits die als Greiforgane fungirenden Läppchen, andererseits die Haftläppchen der Dipteren entwickelt haben.

Auch bei einigen Coleopteren, so namentlich bei Meloiden, kommen Seitenläppchen vor, welche hier, wie bei *Meloe* selbst, das Aussehen von Krallen annehmen können.

Dass viele einfach gebildete Prätarsen durch Rückbildung verschiedener Theile entstanden sind, dafür lassen sich viele Beispiele anführen, so z. B. das Verhalten bei *Papilio*, bei *Leptogaster*, das Fehlen des Empodiums bei *Midas* u. s. w.

Wenn wir uns nun zum Schluss über die Bedeutung des Praetarsus selbst ein Urtheil bilden wollen, so scheint es mir

zunächst nöthig, darauf hinzuweisen, dass diese Abtheilung alle Kennzeichen besitzt, welche für seine Auffassung als besonderes Glied nöthig erscheinen. Es ist sowohl unten wie oben durch Gelenke mit dem vorangehenden Abschnitt verbunden, besitzt auch eine besondere, in ihm endigende Sehne, während doch durch die mittlern Tarsalglieder nur dieselbe Sehne ihren Weg nimmt. Wie aus Fig. 111 von *Asilus* folgt, hat das ventrale Gelenk oft eine in die Augen fallende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Gelenken der Tarsalglieder unter einander. Nur ist der Praetarsus an der Ventralseite oft weit in das letzte Tarsalglied zurückgezogen.

Der Praetarsus besteht nicht bloss aus Haftläppchen oder Krallen, den Hauptbestandtheil bildet die mediane Partie, welche am Ende das Empodium (oft als Haftlappen entwickelt) trägt und oberseits als unmittelbare Fortsätze die zwei Krallen. Es giebt an dieser Medianpartie auch zwischen der Krallenwurzel eine dorsale Fläche, welche namentlich bei Hymenopteren stark entwickelt sein kann. Hier, aber auch schon bei Hemipteren und Lepidopteren, trägt sie bisweilen sehr starke Borsten. In besonderer Richtung hat sich diese Fläche bei einigen Hymenopteren weiter entwickelt, wo dieselbe eine horizontal distalwärts vorspringende Querfalte aufweist, welche als „Schutzplatte“ für die Krallen fungirt. Wenn wir also im Praetarsus ein besonderes Glied unterscheiden, so weichen wir doch von HUXLEY u. A. darin ab, dass wir als solche nicht hauptsächlich den Haftlappen betrachten, denn letzterer bildet nur einen unbedeutenden Anhang desselben, und auch ohne Haftlappen ist der Praetarsus ebenso sehr kenntlich.

Nachdem wir also festgestellt haben, dass es sich um ein besonderes Glied handelt, thut sich die Frage auf, ob die Bezeichnung als 6. Tarsalglied zutreffend sei. Es würde dies zu vertheidigen sein, wenn die Theilung des Tarsus in verschiedene Abschnitte zugleich auch zur Bildung des Praetarsus geführt hätte. Dafür fehlen aber die Gründe. Es zeigt sich vielmehr der Praetarsus als etwas Primitives der Tarsustheilung gegenüber. Bei vielen Arachniden und mehreren Insecten ist der Tarsus überhaupt ungetheilt, dennoch der Praetarsus ganz normal vorhanden. Man vergleiche als Beispiel *Pediculus* mit eingliedrigem Tarsus.

Dazu kommt, dass auch bei den Crustaceen der Dactylopodit den übrigen Gliedern sich als gleichwerthig gegenüber stellt und sich nicht bloss als letzten Abschnitt einer in mehrere Theile secundär gegliederten Beinpartie auffassen lässt. Dasselbe zeigt auch das grosse Endglied der

Pycnogoniden, und auch bei *Peripatus* scheint mir die 2. Abtheilung der Extremität dem Praetarsus zu entsprechen, während alle die übrigen Beinabschnitte noch in der proximalen Abtheilung vereinigt sind. Es stellt sich somit der Praetarsus als ein Abschnitt höherer Ordnung dar als wenigstens die verschiedenen Tarsalglieder; darum scheint mir der Name 6. Tarsalglied nicht zutreffend.

Man muss sich doch vorstellen, dass die verschiedenen Glieder der Arthropodenextremitäten nicht gleichwerthig sind. Nachdem sich einmal einige Abschnitte gebildet hatten, welche sich auf die Nachkommen regelmässig vererbten, war in diesen Abschnitten secundäre Gliederung möglich. Zur Zeit ist es aber öfters noch unmöglich, die Natur jeder Gliederung richtig zu würdigen, weil hierfür umfassende vergleichende Untersuchungen nöthig sind, welche noch nicht vorliegen, aber doch lassen sich einige Beweise für secundäre Gliederung anführen. Als solche betrachte ich zunächst die Theilung des Tarsus der Insecten und Arachnoiden überhaupt. Bei vielen Insecten kommt noch ein ungetheilter Tarsus vor, bei andern finden sich 2, 3 oder 4 Glieder. Es mögen nun in einigen Fällen Glieder rückgebildet sein, dies scheint mir aber für viele dieser Fälle nicht wahrscheinlich, so z. B. für die eingliedrigen Füße einiger *Thysanura* und der *Collembola*, eben so wenig wie für die zwei- oder dreigliedrigen Tarsen anderer *Thysanura*. Auch bei vielen Insectenlarven findet sich ein eingliedriger Tarsus, während das vollkommene Insect dieser Glieder mehrere besitzt. So theilt z. B. SCHOCH¹⁾ mit, dass man in dem einzigen langen Fussglied der Nymphe von *Ephemerella ignita* PODA deutlich 5 Imaginal-Fussglieder eingeschachtelt sieht.

Auch der vielgliedrige Tarsus der Myriopodenabtheilung *Cermatidae*²⁾ und die eigenthümliche Bildung des 2. Thorakalbeins bei *Nika edulis* RISSO³⁾, welches aus einer grossen Reihe kurzer Glieder besteht, dürften durch secundäre Gliederung verursacht sein.

Bei den Arachnoiden kommt secundäre Gliederung, ausser am Tarsus (mehrere Füße von Pedipalpen, Phalangiden), auch an andern Beinabschnitten vor. So sind z. B. nach LAURIE⁴⁾ bei den Pedipalpi

1) Eine pädogenetische Eintagsfliege, in: Mitth. Schweiz. entom. Ges., V. 7, 1887, p. 49.

2) NEWPORT, in: Transact. Linn. Soc. London, V. 19, p. 284.

3) MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, V. 10, p. 222.

4) Morphology of the Pedipalpi, in: Journ. Linn. Soc. London, V. 25, 1896, p. 37.

am 3. Gliedmaassenpaar die 2 (*Phrynus*) oder 3 (*Telyphonus*) letzten Glieder „secondarily segmented“. Weitere Beispiele finden sich ebendasselbst. Doch herrschen hier über die Zugehörigkeit der verschiedenen Beinabschnitte noch sehr aus einander gehende Ansichten.

Bisweilen lassen sich selbst tertiäre Gliederungen nachweisen, wie z. B. am Metatarsus von Nycteribiiden, welcher relativ lange Abschnitt hier eine grössere Anzahl Querringe zeigt, die durch dünnere Membran mit einander verbunden sind. Es ist hierbei aber noch nicht zur Bildung eigentlicher Gelenke gekommen.

Aus Obigem folgt, dass ich auch der Ansicht von MILNE-EDWARDS, welcher die Krallen als Homologa der Dactylopoditen auffasst, nicht ganz beistimmen kann. Wenngleich dieselbe in den Fällen, wo nur eine einzige Kralle vorhanden ist, welche alsdann beinahe den ganzen Praetarsus bildet, so ziemlich mit der meinigen übereinstimmt, so lassen sich doch die zwei Krallen des zweikralligen Insectenfusses nicht einfach mit zwei Dactylopoditen vergleichen, sondern sie bilden zusammen mit der Medianpartie und eventuell mit dem Empodium u. s. w. zusammen ein besonderes Glied, welches im Ganzen wohl einem Dactylopoditen homolog sein mag.

Amsterdam, Juli 1900.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien von der Hand J. J. KIEFFER's ein Aufsatz über die Krallen und die Haftläppchen der Dipteren¹⁾, welche ich hier in Kurzem besprechen möchte. In demselben handelt es sich zunächst um die verschiedenen Krallenformen der Dipteren; viele Beispiele von ungleichen Krallen, gezähnten oder gesägten, gespaltenen und kamnförmigen Krallen werden aufgeführt. Ich möchte hierzu noch bemerken, dass auch nach meiner Erfahrung die beiden Krallen von *Lipoptera cervi* L. an den Vorder- und Mittelbeinen ungleich sind. An diesen Beinen ist je die innere (vordere) Kralle die grösste, dagegen ist das bezüglichliche Haftläppchen klein, viel kleiner als das äussere (hintere), welches letzteres sich also an der Seite der kleinern Kralle befindet. An den Hinterfüssen sind die Haftläppchen in derselben Weise ungleich gross, in den Krallen

1) Illustr. Zeitschr. Entom., V. 5, No. 22, p. 337—340.

aber befindet sich da kein bedeutender Unterschied. Beide Geschlechter verhalten sich in diesen Hinsichten gleich.

Während mir zur Zeit meiner Hauptuntersuchung *Braula coeca* NITZSCH nicht zur Verfügung stand, habe ich jetzt auch das eigenthümliche Fussende dieser Art aus eigner Beobachtung kennen gelernt. Die beiden besonders stark kammförmig eingeschnittenen Krallen sind doch wohl nicht so ganz mit einander verwachsen, wie KIEFFER es in fig. 5 und 6 abbildet. Sie berühren sich wohl in der Medianlinie des Praetarsus fast unmittelbar, besitzen aber doch lateralwärts von dieser Stelle je einen kleinen Gelenkhöcker; diese beiden Höcker sind $28\ \mu$ von einander entfernt, während der quer abgestutzte Vorder- rand des letzten Tarsengliedes $200\ \mu$ lang ist. Bei den meisten Insecten liegen die zwei Krallen einander mehr oder weniger parallel; bei *Braula* dagegen sind ihre Spitzen so weit aus einander gerückt, dass die Längsaxe der beiden Krallen fast eine gerade Linie bildet, wie es auch KIEFFER und früher schon MEINERT¹⁾ beobachtet hat. Wohl im Anschluss an diese eigenthümliche Lage sind die beiden Haftlappchen, welche hier nur winzige, spatelförmige Plättchen bilden, nach oben gerückt und liegen hier oberhalb der Krallen, unterhalb welcher auch überhaupt wegen der nach unten umgebogenen Kammzähne kein Platz für dieselben übrig ist. Diese auch von KIEFFER richtig abgebildeten Eigenthümlichkeit habe ich bei keinem andern Insect angetroffen. Ein Empodium oder Sohlenlappchen findet sich bei *Braula* nicht. Dass ausser *Mochlonyx* auch schon die *Culex*-Männchen an den vordern Beinen gezähnte und überdies ungleiche Krallen besitzen, blieb KIEFFER wohl unbekannt.

Was das „Empodium“ (unser „Sohlenlappchen, resp. -fortsatz“) anlangt, so scheint mir KIEFFER nicht genau den Unterschied zwischen einer Borste und einem borstenähnlichen Fortsatz ins Auge zu fassen. Für das betreffende Organ der Asiliden trifft wohl letztere Bezeichnung zu, es ist aber keine „Borste“ im morphologischen Sinn.

Nach meiner Erfahrung hat auch *Chironomus flexilis* L. 2 Haftlappchen und zwischen denselben einen kammförmigen Sohlenfortsatz, wie KIEFFER es von *Ch. tentans* F. und *viridis* MACQ. angiebt. Dasselbe Verhalten finde ich z. B. auch bei *Orthocladius thoracicus*, während KIEFFER diese Gattung unter den ein „haftballenartiges Empodium“ besitzenden Dipteren anführt.

Dass mir bei meinen Untersuchungen interessante Fälle entgangen

1) *Aenigmatias blattoides* MEIN., in: Entom. Meddel., 1890.

sind, geht schon aus dem Verhalten von *Teichomyza fusca* MACQ. hervor. Die Haftläppchen sind bei dieser Art jederseits sehr tief fiederförmig eingeschnitten, so dass in der Mitte nur ein ganz schmaler Streifen (Breite $12\ \mu$; das ganze Läppchen ist ca. $150\ \mu$ lang) übrig bleibt. Jeder der ca. 10 Randfransen ist wieder einerseits geweihartig eingeschnitten und ähnelt also dem kammförmigen Sohlenfortsatz von *Dolichopus* z. B. Das Ende dieser je 5 feinsten haarähnlichen Aeste ist mehr oder weniger kolbenartig erweitert; es werden durch dieselben wohl die Hafthaare repräsentirt. Diese Haftläppchen sind im Ganzen noch bedeutend zierlicher, als KIEFFER's Abbildung vermuthen lässt.

Bei *Homalomyia canicularis* L. fand ich den Sohlenfortsatz doch besser entwickelt als bei *H. fucivorax* KIEFF., obschon viel kürzer als die Seitenläppchen; er tritt hier in der Form eines scharfspitzigen, borstenähnlichen Gebildes auf, welches sich dicht unterhalb der Spitze plötzlich verjüngt; dasselbe ist jederseits gefiedert; alle Aeste sind ungefähr gleich lang und besitzen auch eine sehr scharfe Spitze. — Wohl nur aus Versehen wird MEIGEN als Autor der von mir beschriebenen *Monardia vanderwulpi* angeführt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 30—37.

Wo nichts anders angegeben, beziehen sich die Figuren auf den Praetarsus.

In den Figuren bedeutet:

<i>TE</i> Ende des Tarsus	<i>Sl</i> Seitenlappen
<i>Gh</i> Gelenkhöcker	<i>Kl</i> Krallenläppchen
<i>K</i> Kralle	<i>Sll</i> Sohlenläppchen, bez. Sohlenborste
<i>Sp</i> Streckplatte	<i>S</i> Sehne
<i>Ss</i> Strecksohle	<i>Os</i> obere Sehne
<i>Gf</i> Gleitfläche	<i>Us</i> untere Sehne
<i>E</i> Empodium	<i>Dr</i> Druckborsten.
<i>Hl</i> Haftlappen	

Tafel 30.

- Fig. 1. *Lepisma saccharina* L. Seitliche Ansicht des Praetarsus.
 Fig. 2. " " " Untere Ansicht.
 Fig. 3. *Campodea staphylinus* WESTW. Seitenansicht. *Sa* seitlicher Anhang des Praetarsus, *M* obere Medianlinie desselben.
 Fig. 4. *Isotoma*. Praetarsus von der Aussenseite.
 Fig. 5. " Derselbe von der Innenseite. *Mh* Höcker in der Medianfläche, *F* Falte, *Kh* Kolbenhaar am Ende des Tarsus.
 Fig. 6. *Isotoma*. Derselbe von unten. *Mh* Medianhöcker.
 Fig. 7. *Sminthurus*. Seitenansicht. *Mh* medianer Höcker.
 Fig. 8. *Heptagenia elegans*. Seitenansicht.
 Fig. 9. *Pyrrhosoma minimum* HARR. Seitenansicht.
 Fig. 10. *Nemura variegata* OL. Praetarsus schief von unten.
 Fig. 11. *Periplaneta americana* L. Untere Ansicht.
 Fig. 12. " " " Medianer Längsschnitt. Der Haftlappen *Hl* ist das Empodium.

- Fig. 13. *Psocus*. Seitenansicht. *Hh* Hafthaar, *Sa* seitlicher Anhang am Praetarsus.
 Fig. 14. *Psocus*. Derselbe schief von unten.
 Fig. 15. *Carpocoris baccarum* F. *G.K* Gelenk zwischen Krallen und Krallenläppchen.
 Fig. 16. *Pyrrhocoris apterus* L. Untere Ansicht.
 Fig. 17. *Calocoris bipunctatus* L. Dreieckiges Haar am Ende der Strecksohle.
 Fig. 18. *Cyllocoris histrionicus* L. Seitenansicht des Praetarsus; die Krallen fast losgelöst. *Med* dorsale Medianlinie des Praetarsus, *U* das plattenförmige Haar am Ende der Strecksohle.
 Fig. 19. *Harpactor iracundus* Scop. Seitenansicht. Die eine Krallen ist fast gelöst und nach oben umgelegt. *Med* dorsale Medianlinie des Praetarsus.
 Fig. 20. *Naucoris cimicoides* L. Praetarsus des Mittelbeines von der Seite.
 Fig. 21. *Tettigonia viridis* L. Seitenansicht.
 Fig. 22. " " " Untere Ansicht.
 Fig. 23. " " " Obere Ansicht. *Ch* stärker chitinisirte, borstentragende Stellen.

Tafel 31.

- Fig. 24. *Pediculus vestimenti* BURM. *Sch* Schiene, *Tr* Trachea.
 Fig. 25. *Sialis lutaria* L. Untere Ansicht.
 Fig. 26. *Chrysopa*. Obere Ansicht.
 Fig. 27. " Untere Ansicht. *Ch* Chitinstreifen.
 Fig. 28. *Hemerobius*. Praetarsus von unten. Der durchscheinende Gelenkhöcker (*Gh*) ist mit eingezeichnet worden.
 Fig. 29. *Mantispa pusilla* ER. Untere Ansicht.
 Fig. 30. *Myrmelcon frontalis* WALK. Seitenansicht.
 Fig. 31. *Ascalophus longicornis* L. Praetarsus von unten.
 Fig. 32. *Panorpa communis* L. *Ch* stärker chitinisirte Stellen.
 Fig. 33. *Phryganea grandis* L. *Ch* stärker chitinisirte Streifen.
 Fig. 34. Larve von *Limnophilus*.
 Fig. 35. Larve von *Enicula pusilla* BURM.
 Fig. 36. *Papilio deiphobus* L. Untere Ansicht.
 Fig. 37. *Eurrhyncha urticata* L. Praetarsus von der Seite. *B* die den Lepidopteren eigenthümliche mediane Borste.
 Fig. 38. *Acipitilia xanthodactyla* TR. *B* mediane Borste. Die Seitenläppchen (*Sl*) zeigen hier oben einen jederseits gezähnten Anhang.
 Fig. 39. *Luperina monoglyphica* HFN. Seitenläppchen.
 Fig. 40. " " " *Krw* Krallenwurzel.

Tafel 32.

- Fig. 41. *Luperina monoglyphica* HFN. Medianer Längsschnitt des Praetarsus. *B* mediane Borste.

- Fig. 42. *Pyrameis cardui* L. Untere Ansicht.
 Fig. 43. Raupe von *Euchelia jacobaeae* L. Ende des Beines.
 Fig. 44. *Protocerius colossus* OL. Von unten. *TE* Tarsenendglied, welches oben und unten den Praetarsus umklammert.
 Fig. 45. *Ptenidium evanescens* MARSH. Seitenansicht.
 Fig. 46. *Hoplia coerulea* DRUR. Seitenansicht des Praetarsus vom Vorderbein.
 Fig. 47. *Dasytes plumbeus* MÜLL. Von der Seite. *B* Borsten am Ende des Empodiums.
 Fig. 48. *Psilothrix nobilis* GYLH. Untere Ansicht. *HI* die in einen Haftlappen umgewandelte Kralle.
 Fig. 49. *Meloe proscarabaeus* L.
 Fig. 50. *Iletica*.
 Fig. 51. *Sitona lineatus* L. Praetarsus schief von unten. *B* breite Borsten an den Krallen.
 Fig. 52. Larve von *Dytiscus*.
 Fig. 53. *Anoplus plantaris* NAEZ. Ende des Beines.
 Fig. 54. *Bembex rostrata* L. Obere Ansicht. *Stp* Stützplatte.
 Fig. 55. *Pompilus*. Obere Ansicht. *Schp* Schutzplatte.
 Fig. 56. „ Die Stützplatte von unten. *a* vordere Partie derselben, *o* Oeffnung, welche in die Höhle der Stützplatte führt, *Schp* Schutzplatte.
 Fig. 57. *Pompilus*. Medianer Längsschnitt des Praetarsus. *a* vordere Partie der Stützplatte, *Schp* Schutzplatte.
 Fig. 58. *Vespa*. Medianer Längsschnitt.
 Fig. 59. *Bombus*. Untere Ansicht. Der kleine Haftlappen ist nach oben umgeschlagen, also unsichtbar.
 Fig. 60. *Pulex irritans* L. Beinende von unten.
 Fig. 61. *Ctenophora flaveolata* F. Seitenansicht.
 Fig. 62. „ „ „ Praetarsus von unten.
 Fig. 63. „ „ „ Medianer Längsschnitt des Beinendes.
 Fig. 64. *Cylindrotoma distinctissima* MEIG. Seitenansicht.
 Fig. 65. *Pedicia rivosa* L. Untere Ansicht.
 Fig. 66. „ „ „ Von der Seite.

Tafel 33.

- Fig. 67. *Pedicia rivosa* L. Von oben.
 Fig. 68. *Trichocera regelationis* L. Praetarsus schief von unten.
 Fig. 69. *Amalopsis tipulina* Egg. Praetarsus von der Seite; die eine Kralle ist entfernt.
 Fig. 70. *Limnobia quadrinotata* MEIG. Untere Ansicht.
 Fig. 71. *Ptychoptera albimana* F. Von oben.
 Fig. 72. „ „ „ Von der Seite.
 Fig. 73. „ „ „ Von unten.
 Fig. 74. *Mycetophila*. Seitenansicht.

- Fig. 75. *Mycetophila*. Von unten. *B* Borsten am obern Ende des letzten Tarsalgliedes.
- Fig. 76. *Sciara thomae* L. Von unten.
- Fig. 77. *Cecidomyia rosaria* LÖW. Von unten.
- Fig. 78. *Ceratopogon rostratus* WINN. Von der Seite.
- Fig. 79. " " " Von unten.
- Fig. 80. " *pulicaris* L. " Von unten.
- Fig. 81. " *pavidus* WINN. Seitenansicht.
- Fig. 82. " *venustus* MEIG. Seitenansicht.
- Fig. 83. *Chironomus barbipes* STAEG. Seitenansicht.
- Fig. 84. " " " Sohlenläppchen von der Seite.
- Fig. 85. " *rufipes* L. Untere Ansicht.
- Fig. 86. *Metriocnemus albolineatus* MEIG. Von der Seite.
- Fig. 87. *Tanypus nervosus* MEIG. Von der Seite.
- Fig. 88. *Culex pipiens* L. Ende des männlichen Vorderfusses, Seitenansicht.
- Fig. 89. " " " Ende des männlichen Hinterfusses, Seitenansicht.
- Fig. 90. " *annulatus* SCHRANK. Ende des männlichen Vorderfusses, Seitenansicht.
- Fig. 91. *Culex annulatus* SCHRANK. Ende des männlichen Hinterfusses, Seitenansicht.
- Fig. 92. *Corethra plumicornis* F. Vorderfuss des Männchens, Seitenansicht.
- Fig. 93. *Dixa nigra* STAEG. Von der Seite. *BA* borstenförmiger Anhang der Krallen.
- Fig. 94. *Psychoda sexpunctata* CURT. Untere Ansicht.
- Fig. 95. " " " Obere Ansicht.
- Fig. 96. " " " Von der Seite.
- Fig. 97. *Simulia maculata* MEIG. von unten.
- Fig. 98. " *pictipes* HAG. Obere Ansicht. *KA* Krallen-anhang.
- Fig. 99. " " " Von unten. *KA* Krallen-anhang.
- Fig. 100. " " " Kralle mit Anhang, von oben.

Tafel 34.

- Fig. 101. *Simulia pictipes* HAG. Halber Praetarsus, von unten.
- Fig. 102. " " " Kralle mit Anhang, von unten.
- Fig. 103. *Scatopse notata* L. Untere Ansicht.
- Fig. 104. *Aspistes berolinensis* MEIG. Untere Ansicht.
- Fig. 105. *Dilophus vulgaris* MEIG. Untere Ansicht.
- Fig. 106. *Rhyphus fenestralis* SCOP. Untere Ansicht.
- Fig. 107. *Stratiomyia furcata* F. Medianer Längsschnitt durch den Praetarsus. *Hy* Hypodermis.
- Fig. 108. *Stratiomyia furcata* F. Oberes Ende des letzten Tarsengliedes und Gelenkhöcker von vorn.

- Fig. 109. *Stratiomyia furcata* F. Querschnitt durch das Fussende, gerade vor dem letzten Tarsenglied.
- Fig. 110. *Tabanus bromius* L. Fussende von unten.
- Fig. 111. *Asilus crabroniformis* L. Medianer Längsschnitt durch das Ende des Fusses.
- Fig. 112. *Asilus crabroniformis* L. Längsschnitt durch das Ende des Fusses. *Hy* Hypodermis.
- Fig. 113. *Asilus crabroniformis* L. Längsschnitt seitwärts von der Medianfläche.
- Fig. 114. " " " Durchsichtig dargestellt. *Ch* Chitinstreifen.
- Fig. 115. " " " Querschnitt in der Höhe der Linie *ab* (Fig. 112). *Hy* Hypodermis, *Ch* Chitinstreifen.
- Fig. 116. *Asilus crabroniformis* L. Querschnitt in der Höhe der Linie *cd* (Fig. 112).
- Fig. 117. *Asilus crabroniformis* L. Gelenk zwischen zwei Tarsalgliedern.
- Fig. 118. *Leptogaster cylindricus* DE G. Seitenansicht.
- Fig. 119. *Scenopinus fenestralis* L. Von unten.
- Fig. 120. *Dolichopus aeneus* DE G. Seitenansicht.
- Fig. 121. *Cyrtoma spurium* FALL. Untere Ansicht.
- Fig. 122. *Empis tessellata* F. Untere Ansicht.
- Fig. 123. *Lonchoptera lutea* PANZ. Untere Ansicht. *B* Borste am obern Ende des letzten Tarsengliedes.

Tafel 35.

- Fig. 124. *Platypeza fasciata* F. Untere Ansicht.
- Fig. 125. *Pipunculus sylvaticus* MEIG. Untere Ansicht.
- Fig. 126. *Phora*. Seitenansicht.
- Fig. 127. *Eristalis tenax* L. Medianer Längsschnitt.
- Fig. 128. " " " Längsschnitt seitwärts von der Medianfläche.
- Fig. 129. *Sicus ferrugineus* L. Untere Ansicht.
- Fig. 130. *Chlorops didyma* ZETT. Sohlenfortsatz, *a* von der Seite, *b* von unten.
- Fig. 131. *Scatella stagnalis* FALL. Obere Ansicht.
- Fig. 132. *Ornithomyia avicularia* L. Praetarsus von unten.
- Fig. 133. *Cyclopodia horsfieldi* DE MEIJERE. Seitenansicht; Praetarsus vorgestreckt.
- Fig. 134. " " " Praetarsus nach oben geschlagen.
- Fig. 135. " " " Untere Ansicht.
- Fig. 136. *Scolopendrella*. Seitenansicht.
- Fig. 137. *Lithobius forficatus* L. Seitenansicht.
- Fig. 138. *Euscorpis italicus* HERBST. Seitenansicht.

- Fig. 139. *Euscorpius italicus* HERBST. Ende des Tarsus und Chitining an der Basis des Praetarsus, letzterer von hinten gesehen.
 Fig. 140. *Thelyphonus*. Medianer Längsschnitt durch den Praetarsus. *Hy* Hypodermis.
 Fig. 141. *Thelyphonus*. Seitenansicht.
 Fig. 142. *Argyroneta aquatica*. Seitenansicht des Fussendes.
 Fig. 143. *Argyroneta aquatica*. Seitenansicht des Praetarsus.

Tafel 36.

- Fig. 144. *Thomisus*. Seitenansicht.
 Fig. 145. *Attus*. Seitenansicht. Die eine Kralle ist an der Wurzel abgeschnitten.
 Fig. 146. *Mygale avicularia* L. *Med* dorsale Medianlinie des Praetarsus.
 Fig. 147. *Epeira diadema* L. Ende des weiblichen Kiefertasters.
 Fig. 148. " " " Praetarsus und daneben einige „Vorkrallen“.
 Fig. 149. *Phalangium*. Seitenansicht.
 Fig. 150. *Chelifer*. Seitenansicht. *Ch* Chitinalbring.
 Fig. 151. *Hydrachna*. Seitenansicht.
 Fig. 152. *Trombidium*. Untere Ansicht.
 Fig. 153. *Ixodes reduvius* L. (nympha III). Seitenansicht.
 Fig. 154. *Parositus cornutus* CAN.
 Fig. 155. *Holostaspis marginatus* HERM. (tritonympha heteromorphia ♀). Von oben.
 Fig. 156. *Solpuga*. Seitenansicht.
 Fig. 157. " Untere Ansicht.
 Fig. 158. " Gelenk an der Spitze der Krallen. *Gh'* Gelenkhöcker, *S'* Sehne.
 Fig. 159. *Idotea*. *Pr* proximaler, *Di* distaler Theil des letzten Beinabschnittes.
 Fig. 160. *Idotea*. Seitenansicht des Fussendes.
 Fig. 161. " Medianer Durchschnitt des Fussendes.
 Fig. 162. " Längsschnitt des Gelenks zwischen den zwei letzten Beinabschnitten.
 Fig. 163. *Sphaeroma*. Endhälfte des letzten Beinabschnitts.
 Fig. 164. *Asellus aquaticus* L. Endhälfte des letzten Beinabschnitts.

Tafel 37.

- Fig. 165. *Jaera albifrons* MONT. Ende des Beines. *Bl* blattförmiger Fortsatz am Ende des vorletzten Beingliedes.
 Fig. 166. *Jaera albifrons* MONT. Dasselbe von der andern Seite.
 Fig. 167. *Gammarus*. Endhälfte des letzten Beinabschnitts.
 Fig. 168. *Nymphon grossipes*. Längsschnitt durch das Gelenk zwischen dem letzten und vorletzten Beinglied.

Fig. 169. *Nymphon grossipes*. Oberer Theil der Wurzel des Praetarsus.

Fig. 170. *Nymphon grossipes*. Aeussere Ansicht des Gelenks an der Basis des Praetarsus.

Fig. 171. *Peripatus*. Obere Ansicht des Fusses.

Fig. 172. „ Derselbe von der Seite.

Fig. 173. „ Derselbe von unten.

Fig. 174. „ Längsschnitte desselben. *Hy* Hypodermis, *Med* dorsale Medianlinie zwischen den Krallen, *M* Rückziehmuskel.

Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstacheln von *Spinax niger*.

Von

Dr. Hermann Koppen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Hierzu Tafel 38—40 und 1 Textfigur.

Spinax niger trägt im ausgewachsenen Zustand, wie sämtliche Spinaciden, an den vordern Enden seiner dorsalen Flossen je einen caudalwärts gerichteten Flossenstachel, und zwar ist der hintere Stachel stets stärker ausgebildet als der vordere.

Während der Entwicklung werden die Stacheln von einem verschieden dicken Gewebe überzogen, welches als Schutzkappe bezeichnet werden soll, ein Begriff, den schon MARKERT (36) in seiner Arbeit über die Stachelentwicklung bei *Acanthias vulgaris* eingeführt hat.

Entsprechend der verschiedenen Ausbildung der Flossenstacheln ist auch die hintere Schutzkappe in der Entwicklung der vordern stets voraus.

Bei den jüngsten Embryonen, die eine Länge von $3\frac{1}{2}$ cm haben, befindet sich vor den Rückenflossen eine kleine, stechnadelkopfstarke Erhebung. Von den übrigen zur Untersuchung gelangten Embryonen zeigen solche mit $5\frac{1}{2}$ cm Länge eine nach oben spitz zulaufende, aber sonst gleich starke Schutzkappe, welche vollständig mit dem vordern Rande der Flosse verwachsen ist. Die hintere Schutzkappe hat hier ungefähr die halbe Länge der Flossenhöhe erreicht (Fig. 1). Bei $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen steht die Schutzkappe nur noch in ihrem untern Theil mit der Flosse in Verbindung. Der obere freie Theil zeigt unter der Spitze eine bauchige Auftreibung (Fig. 2). Ganz

ähnliche Verhältnisse weist auch die vordere Schutzkappe der $11\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen auf, nur hat sie weiter an Umfang zugenommen. Die hintere Schutzkappe hingegen besitzt eine bedeutend schlankere Gestalt und überragt die Flosse um ein kleines Stück. Die erwähnte starke Auftreibung am obern Theil der Schutzkappe tritt nicht mehr so deutlich hervor.

Das Epithel in der stecknadelkopfstarken Erhebung vor den Rückenflossen der jüngsten Embryonen ist, wie auf dem Sagittalschnitt Fig. 3 zu sehen ist, nur um einige Lagen dicker als an der übrigen Haut und zeigt bis auf die basale Schicht dieselben Verhältnisse. Auf Fig. 3 sind die basalen Epithelzellen der Haut unregelmässig gelagert und lassen keine bestimmte Gestalt erkennen. An der Erhebung, besonders an der Uebergangsstelle, haben sich die basalen Zellen nach Art eines Cylinderepithels angeordnet.

Wesentlich anders verhält sich das Gewebe in der Schutzkappe der ältern Stadien.

Wie schon BLOCHMANN (8) p. 462 in seiner Erwiderung an BOTT erwähnt, zeigt das Gewebe in der Schutzkappe der Flossenstacheln von *Spinax niger* eine von dem gewöhnlichen Epithel abweichende Beschaffenheit, „bei der die Zellen reich verästelt sind und mit ihren Fortsätzen gegenseitig in Verbindung stehen, so dass auf einem Schnitt das schönste Netzwerk mit grossen Zwischenräumen zu Stande kommt“.

Ich habe dieses Gewebe nach Bau und Entwicklung einer genauen Untersuchung unterworfen, deren Ergebnisse im Folgenden ausführlich besprochen werden sollen.

Zum Vergleich sind noch andere, längst bekannte Epithelformationen, welche dieselben Verhältnisse zeigen, herangezogen worden. Ausserdem erlaubten die Präparate von *Spinax niger* auch eine Controle der von MARKERT gemachten Beobachtungen über die Stachelentwicklung bei *Acanthias vulgaris*, und da sich in mancher Beziehung etwas andere Verhältnisse ergaben als bei *Acanthias*, so soll im 2. Theil der Arbeit die Stachelentwicklung von *Spinax niger* eingehender geschildert werden.

Zu den Untersuchungen wurden von Herrn Prof. BLOCHMANN gesammelte Embryonen von $5\frac{1}{2}$ — $11\frac{1}{2}$ cm Länge, die theils in Alkohol, theils in Formol und theils in Sublimat conservirt waren, benutzt. Bei den grössten Embryonen war der Dottersack bis auf die Grösse eines starken Stecknadelkopfs resorbirt, ein Zeichen, dass diese Thiere kurz vor der Geburt dem Mutterthier entnommen sind.

Während die jüngern Thiere sich gut schneiden liessen, mussten die ältesten zuvor entkalkt werden. Hierzu wurde eine Mischung von 1 Theil concentrirter Salzsäure und 99 Theilen 70proc. Alkohols verwandt.

Sämmtliche Präparate wurden mit Eosin und DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt. Ich will vorausschicken, dass im 1. Theil der Arbeit öfters auf die Figuren des 2. Theils verwiesen wird, da diese jedoch sämmtlich als Uebersichtsbilder bei schwacher Vergrösserung gezeichnet sind, können sie nur zur allgemeinen Orientirung dienen. Die histologischen Einzelheiten sind besonders dargestellt.

Es sollen nun zunächst die Gewebsverhältnisse in der Stachel-schutzkappe eines 5 $\frac{1}{2}$ cm langen Embryos erörtert werden.

Im Gegensatz zu dem jüngsten Stadium zeigt sich hier schon die von dem gewöhnlichen Hautepithel stark abweichende Beschaffenheit dieses Gewebes.

Auf dem Querschnitt durch die Schutzkappe (Fig. 41) liegt in der Mitte die Stachelanlage. Das diese umgebende Gewebe weist eine Differenzirung in 3 Zonen auf.

Die äussere Zone wird von ein bis zwei Lagen dicht gedrängter normaler Epithelzellen gebildet. Dieselben sind flach und lassen nur da und dort deutlich Zellgrenzen erkennen. Die mittlere Zone setzt sich aus netzförmig angeordneten Zellen zusammen. Die einzelnen Zellen zeigen einen grossen, von wenig Protoplasma umschlossenen Kern und treten durch die nach allen Seiten auslaufenden Fortsätze unter einander in Verbindung.

Der Uebergang von den Zellen der äussern zu denen der innern Zone ist ein ganz allmählicher.

Nach der Stachelanlage stehen die Zellen wiederum dichter und bilden die innere Zone. Diese, auf Fig. 41 nicht gut sichtbar, tritt auf den Figg. 42 und 43 deutlich hervor. Die innere Zone findet vor der Stachelanlage ihren Abschluss in einer Lage hoher Cylinderzellen, die man als Schmelzepithel ansehen muss.

Die Kerne liegen in dem der Basis abgewandten Theil der Zellen und haben ebenfalls eine längliche Gestalt.

Diesem Schmelzepithel liegen die übrigen, dicht gedrängten Zellen der innern Zone in peripherer Richtung auf.

Hinter der Stachelanlage wird die innere Zone nur von einer basalen niedrigen Cylinderzellenschicht, welche den von der Flosse kommenden Bindegewebsstrang begrenzt, gebildet.

Die eben geschilderten Befunde treten in der Schutzkappe des

nächsten Stadiums, nämlich bei Embryonen von $7\frac{1}{2}$ cm Länge, viel deutlicher zu Tage.

An dem auf Fig. 46 abgebildeten Querschnitt setzt sich die äussere Zone ebenfalls aus ein bis zwei Lagen flacher Zellen, bei denen jedoch grössten Theils scharfe Zellgrenzen und Interellularbrücken zu erkennen sind, zusammen.

Die bedeutend an Umfang zugenommene mittlere Zone zeigt hier deutlich, wie die Auflockerung der verzweigten Zellen nach der Mitte der Zone hin zunimmt. Die Zellen entfernen sich immer weiter von einander, und ihre Fortsätze umschliessen immer grössere Intercellularräume.

Fig. 5 stellt einige Zellen aus der Mitte dieser Zone dar.

Der Uebergang von der äusseren zur mittleren Zone ist auch hier ein ganz allmählicher.

Die innere Zone vor der Stachelanlage verhält sich im Wesentlichen wie die des vorigen Stadiums, nur die Schmelzepithelzellen haben an Höhe zugenommen. Hinter der Stachelanlage besteht sie ebenfalls aus der basalen, niedrigen Epithelschicht, welcher hier einige Lagen von gewöhnlichen Epithelzellen anliegen.

Abweichend von den bisher geschilderten Verhältnissen setzt sich das Gewebe in der äussersten Spitze der Schutzkappe aus gleichmässig angeordneten Zellen zusammen (Fig. 6); und zwar zeigt sich dies auf den ersten Schnitten der Serie, wo nur das Gewebe der Schutzkappe getroffen und von dem Querschnitt des Stachels noch nichts zu sehen ist; die Zellen haben eine platte Gestalt, der grosse Kern liegt in der Mitte und wird durch einen Hohlraum, welcher jedenfalls durch die Conservirung entstanden ist, von dem gleichmässig gefärbten Protoplasma getrennt. Zwischen den einzelnen Zellen sind meistens deutliche Intercellularspalten und Interellularbrücken.

Schon auf den nächst folgenden Schnitten bemerkt man in der Mitte der Schutzkappe eine allmähliche Gewebeauflockerung, und mit dem Erscheinen der Stachelanlage tritt die oben geschilderte Differenzirung in dem Gewebe auf.

Um einerseits den sehr grossen Unterschied zwischen dem gewöhnlichen Körperepithel und demjenigen der Stachelschutzkappe und andererseits den Uebergang der gewöhnlichen Epithelzellen in das aus verzweigten Zellen bestehende Gewebe zu veranschaulichen, ist die auf Fig. 46 angedeutete Stelle von einem etwas tiefer gelegenen Schnitt bei starker Vergrösserung auf Fig. 7 abgebildet. Während das Epithel der Flosse nur aus einer basalen Cylinderzellenschicht und zwei bis drei

Lagen normaler Epithelzellen besteht, setzt sich dasselbe in der Schutzkappe aus der basalen, wenn auch nicht so regelmässig angeordneten Cylinderzellenschicht und einigen Lagen von gewöhnlichen Epithelzellen zusammen, und diese gehen nach der Mitte der Schutzkappe hin allmählich in das aus verzweigten Zellen bestehende Gewebe über, indem die Intercellularräume und -brücken stetig an Umfang zunehmen.

Sehr deutlich zeigen sich hier zwischen den einzelnen Cylinderzellen der basalen Schicht Intercellularräume und -brücken, und an verschiedenen Stellen kann man die von PFITZNER (43) und MITROPHANOW (40) erwähnten und von Letzterm auf seiner fig. 3 dargestellten Inter-cellularräume und -brücken auf der Grenze des Epithels und der Cutis beobachten.

Besser als auf der eben geschilderten Abbildung tritt die Entstehung des von den verzweigten Zellen gebildeten Gewebes aus dem gewöhnlichen Epithelgewebe an der Uebergangsstelle von der äussern zur mittlern Zone der Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos hervor, wie es Fig. 8 zeigt.

Auf der dem äussern Rand zugekehrten Seite liegen einige, nur durch schmale Intercellularräume getrennte und durch kurze Brücken verbundene normale Epithelzellen. Nach der Mitte zu werden die Intercellularräume zwischen den einzelnen Zellen allmählich grösser, und die Intercellularbrücken verlängern sich dem entsprechend. An einzelnen Stellen sieht man grössere Intercellularräume auftreten, wodurch die Zellen ein bedeutend lockereres Gefüge erhalten. In der Mitte der mittlern Zone hat die Auflockerung der Zellen ihre grösste Entfaltung erreicht.

Was nun den feinen Bau dieses Gewebes anbetrifft, so stellt das Zellprotoplasma im Allgemeinen eine homogene Masse dar, nur dasjenige der Zellen der innern Zone zeigt eine feine Structur, wie es an Fig. 4, welche einige Zellen des Schmelzepithels mit den aufliegenden Zellen der innern Zone darstellt, deutlich zu sehen ist.

Das Protoplasma des basalen Theils der Schmelzepithelzellen lässt eine fadige Structur erkennen, welche in dem oberhalb des Kerns liegenden Theil fehlt.

Ebenso zeigt sich in den übrigen Zellen der innern Zone eine in der Längsrichtung der Zellen verlaufende feine Plasmafaserung. Am deutlichsten tritt diese Structur an der dem Schmelzepithel zunächst liegenden Zellenschicht hervor, hier lassen sich einzelne Fasern durch mehrere Zellen verfolgen.

Bei beiden Stadien bemerkt man, dass in dem untern Theil der

Schutzkappe sowohl die erwähnte Protoplasmafaserung, als auch die Differenzirung des Gewebes allmählich verschwindet. Die Intercellularräume und dem entsprechend auch die Intercellularbrücken werden unansehnlicher, und schliesslich verhalten sich die Zellen wie im gewöhnlichen Epithel.

Auch die Schutzkappe nimmt nach der Basis stetig an Umfang ab, und das Gewebe derselbe geht zuletzt in das normale Hautepithel über.

Bei den ältesten zur Untersuchung gelangten Embryonen hat sich das Gewebe in der Schutzkappe im Vergleich zu dem der jüngern Stadien wesentlich geändert, und zwar besonders am obern Theil der Schutzkappe.

Diese neuen Verhältnisse lassen sich aber leicht mit den frühern in Einklang bringen, wenn man sie auf die erwähnte schwache Protoplasmafaserung in der innern Zone zurückführt.

Die Faserstructur in dem Protoplasma der Zellen ist hier bedeutend stärker entwickelt und hat sich über den grössten Theil des Gewebes der Schutzkappe ausgedehnt.

Auf den ersten durch die Spitze der Schutzkappe gehenden Schnitten sind die Kerne in grossen Faserzügen eingeschlossen (Fig. 10). Entweder verlaufen die Faserzüge in gerader Richtung von einem Kern zu dem benachbarten, oder sie trennen sich und laufen nach verschiedenen Richtungen, um entweder allein oder mit andern wiederum Kerne zu umschliessen.

Die Faserzüge sind in einer Grundsubstanz eingeschlossen.

An einzelnen Stellen stehen die Faserzüge durch die Intercellularbrücken mit einander in Verbindung.

Auf den folgenden Schnitten zeigt sich hauptsächlich in der Mitte der Schutzkappe eine Auflockerung des Gewebes; es treten nämlich zwischen den einzelnen, von den Faserzügen gebildeten Zellen grössere und kleinere Intercellularräume auf.

Wie schon zu Anfang erwähnt, sind bei den ältesten Embryonen die Stacheln mit der umgebenden Schutzkappe entkalkt, weshalb der Schmelzüberzug an denselben fehlt. Man erhält deshalb auf den Schnitten solcher Objecte statt der unter normalen Verhältnissen dem Dentin der Stachelspitze aufsitzenden Schmelzkappe einen Hohlraum in der Mitte der Schutzkappe.

Mit dem Auftreten der Schmelzkappe bzw. des an ihre Stelle getretenen Hohlraumes nimmt man auf den Schnitten eine scharfe Differenzirung des Gewebes der Schutzkappe wahr, und zwar handelt

es sich hier, wie bei den jüngern Stadien, um 3 verschiedene Gewebzonen.

Diese sind auf dem Uebersichtsbild Fig. 52, welches einen Querschnitt durch die Dentinspitze des Stachels und die ganze Schutzkappe darstellt, schon zu erkennen.

Ein Theil dieses vor dem Stachel liegenden Gewebes ist bei starker Vergrösserung auf Fig. 11 und 12, und zwar auf ersterer die innere und mittlere Zone, auf letzterer hingegen die äussere Zone, abgebildet.

Auf Fig. 11 wird die basale Schicht der innern Zone vor der Stachelanlage, wie bei den frühern Stadien, von dem Schmelzepithel gebildet. Letzteres besitzt hier aber ein vollständig verändertes Aussehen.

Man erkennt nur noch die seitlichen Contouren der Zellen, die obern sind verschwunden. In der Längsrichtung der Zellen verlaufen Faserzüge, welche in der nächsten Zellschicht zu endigen scheinen.

Bezüglich des letzten Verhaltens machen die Faserzüge in den veränderten Schmelzepithelzellen an den beiden seitlichen Enden des Schmelzorgans eine Ausnahme; indem sie sich hier über die verschiedenen Zellenlagen der innern Zone erstrecken und direct in das Gewebe der mittlern Zone übergehen, wie es sich schon auf Fig. 52 zeigt. In den übrigen Zellen der innern Zone erstrecken sich die Faserzüge in der Längsrichtung der frühern Zellen und stehen in mehr oder minder senkrechter Richtung zu den Faserzügen der Schmelzepithelzellen.

In der mittlern Zone kann man nicht mehr von einem bestimmten Verlauf der Faserzüge sprechen, vielmehr erstrecken sich dieselben unregelmässig nach allen Richtungen.

Während in der innern Zone die Faserzüge nur durch schmale Intercellularräume getrennt werden, sieht man hier dieselben sich nach der Mitte der Zone hin immer mehr auflockern. Die Faserzüge umschliessen grössere oder kleinere Intercellularräume.

Wenn man dieses Gewebe mit dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe der vorigen Stadien vergleicht, so sind die dicken Faserzüge, welche von dem die Kerne umschliessenden und ebenfalls aus Faserzügen bestehenden Protoplasmamantel abgehen, den zarten Fortsätzen der verzweigten Zellen gleich zu stellen. Sie umschliessen, wie jene dort, kleinere oder grössere Intercellularräume.

Fig. 12 zeigt, dass die äussere Zone von einigen Lagen strangartiger Zellen gebildet wird. In diesen dem äussern Rande der Schutzkappe parallel verlaufenden Zellen liegen flache Kerne eingebettet.

Das Zellprotoplasma weist auch hier eine in der Längsrichtung der Zellen verlaufende feine Faserstructur auf. Zwischen den Zellenlagen befinden sich schmale Intercellularräume, welche von Interellularbrücken durchsetzt sind.

Die an den Figg. 11 und 12 geschilderte Protoplasmafaserung hat einige Aehnlichkeit mit derjenigen, welche KROMAYER auf fig. 1, einem Querschnitt aus der Epidermis der Hohlhand, in seiner letzten Arbeit (28) abgebildet hat.

Vor allem gleichen die Faserzüge in den Schmelzepithelzellen den „Basalfasern“ der KROMAYER'schen Arbeit; doch kann diesen unmöglich die Function zukommen, welche KROMAYER den Basalfasern beilegt.

Es liegt nun die Frage nahe, wodurch die Protoplasmafaserung entstanden ist. Sollte es sich etwa um eine Rückbildungserscheinung handeln? Zu dieser Annahme kann man veranlasst werden, weil die Protoplasmafaserung sich nur im obern Theil der Schutzkappe findet und nach unten zu allmählich abnimmt und schliesslich gänzlich verschwindet.

Gegen dieselbe spricht aber das häufige Vorkommen ähnlicher Protoplasmafaserung im normalen Epithel anderer Objecte.

Im Vergleich zu den eben geschilderten Befunden in dem Gewebe des vordern Theils der Schutzkappe zeigen die Gewebspartien hinter der Stachelanlage zum Theil andere Verhältnisse.

Die äussere Zone unterscheidet sich von der des vordern Theils dadurch, dass die einzelnen Zellen scharfe Grenzcontouren zeigen und durch Brücken verbunden sind.

In der mittlern findet man im Allgemeinen keine wesentlichen Abweichungen.

Nur in der Mitte derselben, unmittelbar hinter der Stachelanlage bemerkt man eine längliche helle Zone, in welcher einige abgerissene Gewebefäden mit Kernen zu liegen scheinen.

In der Umgebung dieser hellen Stelle hat sich das Gewebe der mittlern Zone sehr verdichtet.

Die basale Schicht an der hintern Wand des Stachels besteht an ihren seitlichen Enden aus denselben Zellen, welche ich an den seitlichen Theilen des vor dem Stachel liegenden, veränderten Schmelzepithels geschildert habe. Die mittlern basalen Zellen sind bedeutend kürzer als die seitlichen und trennen die erwähnte helle Stelle von der hintern Wand des Stachels.

Auf den tiefer liegenden Schnitten treten nun in diesem hellen Bezirk Veränderungen auf.

Auf Fig. 53 liegen in demselben zwei Reihen von cylindrischen Zellen, die einen schmalen Hohlraum mit einigen Bindegewebszellen umschliessen. Diese zwei Reihen hoher cylindrischer Zellen erstrecken sich auf den folgenden Schnitten schon bis zur hintern Stachelwand, indem an Stelle der bisherigen mittlern basalen Zellen ebenfalls cylindrische Zellen getreten sind.

Die cylindrischen Zellen unterscheiden sich von dem umliegenden Gewebe durch ihre intensivere Färbung.

Auf der Fig. 54 umschliessen die cylindrischen Zellen zwei getrennte Hohlräume, welche, sich nach der Stachelanlage hin öffnend, hier einen gemeinschaftlichen Hohlraum bilden.

Während die Zellen der beiden innern Seiten in einander überzugehen scheinen, stehen die Zellen der äussern Seiten mit den benachbarten Zellen der mittlern Zone in Verbindung. Diese cylindrischen Zellen nehmen auf den folgenden, der Basis der Schutzkappe sich nähernden Schnitten immer weiter an Ausdehnung zu, sie beschränken sich nicht nur auf den hinter der Stachelanlage gelegenen Theil der Schutzkappe, sondern sie treten, wie sich später zeigen wird, noch an den verschiedensten Stellen der Schutzkappe auf.

Welchen Zweck diese Zellen haben, ist sehr schwer zu sagen. Stets bilden sie den Abschluss des Epithels gegen das Bindegewebe. Auf Fig. 15 ist zu sehen, dass sie unter einander durch Intercellularbrücken in Verbindung stehen, doch tritt dies nicht überall so deutlich hervor wie an den abgebildeten Zellen.

Dass es sich um umgewandelte Epithelzellen handelt, unterliegt keinem Zweifel.

Wie schon früher erwähnt, weichen die Gewebsverhältnisse in den tiefern Theilen der Schutzkappe wesentlich von den eben geschilderten Befunden in den obern Theilen ab.

Dies zeigt sich schon auf dem Uebersichtsbild Fig. 55. — Bei der Untersuchung mit homogener Immersion überzeugt man sich, dass die basale Schicht vor der Stachelanlage aus einzelnen, scharf von einander getrennten, flachen Zellen besteht und in den Zellen jede Spur von einer Protoplasmafaserung fehlt. Nur die (seitlichen) den Enden der vordern Fläche des Stachels anliegenden Zellen zeigen noch die frühere längliche Form und auch die in der Längsrichtung der Zellen verlaufenden Faserzüge, welche in der nächsten Zellenlage zu endigen scheinen.

Das diesen basalen Zellen aufliegende Gewebe besteht aus dicht verzweigten Zellen mit scharfen Grenzcontouren. In dem Protoplasma

der Zellen ist jedoch hier immer noch eine schwache Faserung vorhanden, wie es Fig. 13, die einige verästelte Zellen aus dem neben der Stachelanlage liegenden Gewebe darstellt, zeigt.

Auch die den verzweigten Zellen anliegende Gewebszone, welche der bisher erwähnten äussern Zone entspricht, setzt sich aus einzelnen, von einander getrennten Zellen zusammen. Fig. 14 zeigt einige Zellen dieser Zone. Zwischen diesen Zellen nimmt man kleine Intercellularräume, welche von Brücken durchsetzt sind, wahr. An einzelnen Stellen finden sich noch Spuren von dem an Fig. 12 geschilderten Verhalten des Gewebes. Es verläuft nämlich noch hier und dort von einer Zelle zu einer entfernter liegenden ein dicker Protoplasmastrang.

Zu erwähnen ist noch, dass innerhalb des aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebes vor der Stachelanlage jetzt auch ein mit Bindegewebe und Pigmentzellen erfüllter Hohlraum liegt, der von den bekannten hohen, cylindrischen Zellen umschlossen ist.

Hinter der Stachelanlage stimmt das Gewebe im Allgemeinen mit dem vor derselben liegenden überein. Die beiden von den hohen cylindrischen Zellen umschlossenen, mit Bindegewebe erfüllten Hohlräume haben an Länge zugenommen; sie sind seitlich aus einander getreten und erstrecken sich weit in das verästelte Gewebe.

Auf den folgenden Uebersichtsbildern des ältesten Stadiums ist von der Schutzkappe nur immer die eine Hälfte abgebildet, da das Gewebe auf beiden Seiten vollständig gleich ist.

Auf Fig. 56 hat der Umfang der Schutzkappe im Vergleich zu den vorhergehenden Abbildungen wesentlich ab- und dem entsprechend das Gewebe weiter an Dichte zugenommen.

Die Schutzkappe ist jetzt in Verbindung mit der Flosse getreten, und es erstreckt sich von der letztern ein Bindegewebsstrang nach der hintern Stachelwand, der in den an Fig. 52 erwähnten, von den hohen cylindrischen Zellen umschlossenen und mit Bindegewebe erfüllten Raum endet.

An der Mitte der seitlichen Wand des Stachels haben sich die basalen Epithelzellen ebenfalls zu den hohen cylindrischen Zellen umgewandelt. Der äussern Wand der seitlichen Pulpahöhle lagern noch dieselben Zellen auf, welche auf Fig. 52 der vordern Wand des Stachels angrenzen. Es sind dies die langen, veränderten Schmelzzellen mit den in der Längsrichtung der Zellen verlaufenden Protoplasmafaserzügen, die in den benachbarten verästelten Zellen verlaufen.

An der vordern Wand des Stachels findet man die schon auf der vorigen Figur erwähnten flachen basalen Zellen.

Auf Fig. 57 erstrecken sich die Bindegewebshohlräume vor und hinter der Stachelanlage in das seitlich vom Stachel liegende Gewebe. Vor der Stachelanlage haben die den mit Bindegewebe erfüllten Hohlraum umschliessenden hohen, cylindrischen Zellen mit Ausnahme der an den beiden blinden Enden liegenden eine niedrige Form angenommen, und es liegen zwischen dieser Zellschicht und den der vordern Wand des Stachels anliegenden flachen Zellen nicht mehr verzweigte Zellen, sondern gewöhnliche Epithelzellen.

Wie sich auf tiefern Schnitten zeigen wird, bildet sich aus den eben erwähnten Zellenlagen das vordere Schmelzorgan.

Auch vor dem mit Bindegewebe erfüllten Hohlraum nach dem Rande der Schutzkappe hin findet man nur noch normale Epithelzellen. Seitlich von dem Stachel und hinter demselben liegt noch das aus verzweigten Zellen bestehende Gewebe. Die äussere Wand der seitlichen Pulpahöhle wird von der auf der vorigen Figur an der vordern Wand des Stachels geschilderten flachen, basalen Zellschicht begrenzt.

Fig. 58 zeigt an der vordern Wand das von oben und seitlich durch Bindegewebe eingeschlossene Schmelzorgan, das nur an seinen untern Enden mit den cylindrischen Zellen, welche an den seitlichen Wänden des Stachels die basale Schicht darstellen, in Verbindung steht. — Sowohl an der seitlichen wie auch an der hintern Wand des Stachels werden die basalen cylindrischen Zellen durch Bindegewebe von der Stachelanlage getrennt. Der mit Bindegewebe erfüllte Hohlraum an der hintern Wand des Stachels erstreckt sich seitlich bis neben die äussere Wand der seitlichen Pulpahöhle, und man sieht hier zwischen der Wand und dem Bindegewebshohlraum ebenfalls nur noch normale Epithelzellen, aus welchen sich das seitliche Schmelzorgan bildet. — Von dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe sind nur noch zwei kleine Complexe wahrzunehmen, und zwar seitlich von dem Stachel und hinter demselben. Letzterer wird vollständig von den hohen, cylindrischen Zellen umschlossen. — An der der hintern Stachelwand zugekehrten basalen Cylinderzellenschicht sieht man zwei Einstülpungen des Bindegewebes.

Auf der letzten Fig. 59 ist von dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe nichts mehr zu sehen; die erwähnten Zellencomplexe neben und hinter der Stachelanlage werden jetzt beide allseitig von den hohen, cylindrischen Zellen eingeschlossen und haben das Aussehen von normalem Epithelgewebe. — An dem vordern Schmelzorgan,

welches vollständig von Bindegewebe umschlossen ist, hat sich ein charakteristisches Schmelzepithel ausgebildet.

Auf die weitem Umbildungen der Gewebe soll bei der Beschreibung der Stachelentwicklung eingegangen werden.

Es sollen jetzt noch einige Gebilde besprochen werden, welche in den einzelnen Entwicklungsstadien in verschiedener Menge und Form in dem Epithelgewebe auftreten.

In erster Linie sind dies grössere oder kleinere, bläschenförmige Zellen, die zuerst von LEYDIG (30) gefunden und in der Haut der Süsswasserfische von ihm beschrieben sind.

Während LEYDIG diese Zellen auch sonst noch bei verschiedenen Amphibien und in der Rachenschleimhaut der Rochen und Haie nachwies, bestritt er ihr Vorkommen in der Oberhaut der letztern.

Ausserdem erschienen über diese Gebilde Arbeiten von LANGERHANS (29), PFITZNER (43 u. 44), FLEMMING (16), HERTWIG (20), PAULICKI (41), CARRIÈRE (13) und COHN (14).

Diese Autoren nannten sie allgemein LEYDIG'sche Zellen, nur PEREMESCHKO (42) schildert sie als Netzzellen.

Die meisten Untersuchungen wurden an lebendem Material gemacht, und da mir solches nicht zur Verfügung stand, kann hier auf die von obigen Autoren erwähnten feinern Structurverhältnisse der LEYDIG'schen Zellen nicht eingegangen werden.

Entgegen der Behauptung LEYDIG's (33), dass sich bei Haien in der Oberhaut keine Schleimzellen vorfinden, schliesse ich mich der Ansicht JOHANN's (24) an, der solche in der Umgebung der Hautstacheln von *Spinax niger* schildert; denn ich beobachtete LEYDIG'sche Zellen, und zwar in sehr grosser Menge, sowohl in allen Schichten des Schutzkappengewebes als auch in der Haut, von *Spinax niger* und ebenso in der Oberhaut von *Acanthias vulgaris*.

Die Zellen haben, wie schon erwähnt, eine bläschenförmige Gestalt. Sie entstehen aus gewöhnlichen epithelialen Zellen, was man deutlich sowohl an den Zellen der basalen Epithelschicht, ausgenommen des Schmelzepithels, als auch an den hohen Cylinderzellen verfolgen kann.

Von den letztern sind auf Fig. 15 eine grössere Anzahl abgebildet. Während auf der einen Seite die Zellen ihre cylindrische Form zeigen, haben sie auf der andern die charakteristische Gestalt sehr verändert. — Ausser den drei fertig ausgebildeten Schleimzellen, welche zwischen den veränderten Zellen liegen, nimmt man in dem Protoplasma verschiedener Zellen Vacuolen wahr. Diese Vacuolen

sind als der Anfang der Umwandlung des Epithels zu LEYDIG'schen Zellen anzusehen.

Mit der Vermehrung der Vacuolen fliessen dieselben zu einer grossen Vacuole zusammen, und so entstehen zuletzt die bläschenförmigen Gebilde. — Den Kern sieht man mit der Umwandlung seinen Platz verändern. Sobald die LEYDIG'schen Zellen fertig gebildet sind, ist der Kern an die Peripherie getreten.

An den fertigen Zellen grenzt sich der Zellinhalt von der Zellmembran deutlich ab, indessen wurde nirgends beobachtet, dass von der Zellmembran nach dem central gelegenen Kern sich ein netzförmiges Gewebe erstreckt, wie dies von den oben erwähnten Autoren angegeben ist.

Die morphologische Beschaffenheit des Inhalts der LEYDIG'schen Zellen ist auf meinen Präparaten sehr verschieden. An denjenigen Stellen, wo diese Zellen in grösserer Anzahl dicht neben einander liegen (Fig. 16), erscheint ein netzförmiges Gerinnsel in geringerer oder grösserer Ausdehnung im Innern, doch habe ich nie gefunden, dass die Zellen vollständig von demselben ausgefüllt waren. Der Zellkern liegt in den LEYDIG'schen Zellen, wie schon erwähnt, stets peripher. Es macht öfters den Eindruck, als ob mehrere Kerne zu einer Zelle gehörten, doch ist dies sehr schwer zu entscheiden, da die umgebenden Epithelzellen sehr nahe liegen, so dass ein Irrthum in der Beurtheilung der Zugehörigkeit nicht ausgeschlossen ist.

An andern LEYDIG'schen Zellen ist das Innere vollständig mit einer homogenen Substanz erfüllt (Fig. 17). Der Kern liegt auch hier wiederum stets peripher.

An vielen Zellen dieser Art treten nun in dem Inhalt Vacuolen auf (Fig. 18 u. 19). Mit dem zahlreichen Auftreten erhält das Secret ein schwammiges Aussehen.

In Folge der Conservirung ist auf meinen Präparaten bei sehr vielen LEYDIG'schen Zellen eine Schrumpfung eingetreten. Der Inhalt hat sich von der Zellmembran nach dem Innern zusammengezogen (Fig. 20 u. 21).

Bei allein liegenden Zellen in der äussern Zone der Schutzkappe kann man deutlich erkennen, dass sie durch einen Intercellularraum von den umgebenden Epithelzellen getrennt und durch Inter-cellularbrücken mit denselben in Verbindung stehen (Fig. 22).

Von der Zellmembran der in dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe liegenden LEYDIG'schen Zellen gehen Fortsätze aus, die mit denen der benachbarten verzweigten Zellen in Verbindung treten (Fig. 23 u. 24).

Was nun das Auftreten der LEYDIG'schen Zellen in den einzelnen Entwicklungsstadien der Schutzkappe angeht, so ist von denselben in den beiden jüngsten Stadien noch nichts zu sehen. In dem nächst ältern Stadium, nämlich in der Schutzkappe der $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen, treten sie verhältnissmässig spärlich auf, und zwar findet man sie hauptsächlich in den basalen Schichten und in dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe, nur selten in der äussern Zone.

Das älteste Stadium zeigt sie in grossen Mengen und zwar in allen Zellschichten. Auf den der Basis der Schutzkappe genäherten Schnitten, auf welchen das Gewebe nur noch eine geringe Ausdehnung hat, durchsetzen sie oft dasselbe gänzlich, so dass man das von PFITZNER (43) mit einem Rohrgeflecht an einem Stuhlsitz verglichene Bild erhält.

Es soll hier noch kurz auf eine von JOHANN (24) in der schon erwähnten, vor Kurzem erschienenen Arbeit gemachte Bemerkung über LEYDIG'sche Zellen bei *Spinax niger* eingegangen werden.

Er sagt p. 143: „An den Hautstacheln klimmt die Epidermis über das Niveau ihrer Umgebung empor (fig. 5). Hier sieht man in ihr eine Menge von LEYDIG'schen Zellen, die sich im Gegensatz zu später zu besprechenden Zellen mit Orange-G-Hämatoxylin nicht gelb, sondern blau färben. — Bei *Spinax* sind hauptsächlich in der Umgebung der Stacheln LEYDIG'sche Zellen in dem Sinne, wie der Name bei Amphibien gebräuchlich ist, vorhanden.“

Auf seiner fig. 5 ist in einer der LEYDIG'schen Zellen der Kern deutlich peripher gelagert, was auf meinen Präparaten fast überall der Fall ist.

Die oben erwähnten andern Zellen, die stets im Zusammenhang mit den von ihm beschriebenen Leuchtorganen stehen, bezeichnet JOHANN mit „Linsenzellen“; p. 146 erwähnt er: „Ihr Kern liegt an der Wand, das Innere ist mit einem geronnenen Secret angefüllt, das dem Product der LEYDIG'schen Zellen sehr ähnlich sieht, das sich aber im Gegensatz zu diesen mit Orange-G-Hämatoxylin nicht blau, sondern intensiv gelb färbt. Es bildet eine homogene Masse, an deren Wand sich hier und da rundliche, helle, schwach blau gefärbte Flecke zeigen.“

Was nun den von JOHANN angeführten Färbungsunterschied zwischen LEYDIG'schen und Linsenzellen angeht, so bin ich durch die Untersuchung meiner mit Eosin und Hämatoxylin gefärbten Präparate zu einer andern Ansicht gelangt. Während die nicht mit Secret erfüllten LEYDIG'schen Zellen überhaupt nur eine Färbung der Zell-

membran zeigen, ist bei den mit Secret erfüllten Zellen der Inhalt roth und die Zellmembran blau gefärbt. Zwischen diesen beiden Arten von LEYDIG'schen Zellen fehlt es nicht an Uebergängen, so dass ich die Linsenzellen JOHANN's für modificirte LEYDIG'sche Zellen halte; denn in den Linsenzellen liegt, wie auf den Abbildungen JOHANN's zu sehen ist, der Kern stets peripher, wie ich es von den LEYDIG'schen beschrieben habe. Weiter finden sich in den mit Secret gefüllten LEYDIG'schen Zellen helle Vacuolen, welche den „rundlichen, hellen, schwach blau gefärbten Flecken der Linsenzellen“ entsprechen.

In der Schutzkappe von *Spinax niger* habe ich nirgends Leuchtzellen beobachtet, wohl aber in grosser Anzahl Gebilde, welche den Linsenzellen sehr ähnlich sind und die ich für LEYDIG'sche Zellen erklären muss.

Ausser den LEYDIG'schen Zellen kommen noch Wanderzellen oder Leukocyten in dem Gewebe der Schutzkappe vor.

Aus der betreffenden Literatur nenne ich nur die Arbeiten von LIST (34 u. 35). Er hat die Zellen ausser bei andern Objecten auch in dem Kloakenepithel der Rochen und Haie geschildert.

In dem Gewebe der Schutzkappe der jüngsten Embryonen finden sich noch keine Wanderzellen, wohl aber treten sie, wenn auch in geringer Anzahl, in dem Gewebe bei dem nächst ältern Stadium auf.

Die Wanderzellen unterscheiden sich von den übrigen Zellen durch ihre Gestalt und Farbe. Sie sind meist kugelig oder etwas lang gestreckt. Das Protoplasma hat sich bedeutend intensiver gefärbt als das der übrigen Zellen. Der Kern hat ebenfalls eine dunklere Färbung und zeichnet sich vor allem durch seine meist unregelmässige Gestalt aus. Sehr oft finden sich mehrere Kerne in einer Zelle.

Viel charakteristischer treten die Wanderzellen in den beiden ältesten Stadien auf. Um zu zeigen, in welcher grossen Menge sie sich hier finden, habe ich eine Stelle aus dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe mit homogener Immersion gezeichnet (Fig. 25). Es liegen hier 13 Wanderzellen im Gesichtsfeld, ausserdem bemerkt man eine Epithelzelle, in deren Protoplasma sich Vacuolen finden, ähnlich wie ich es in den hohen, cylindrischen Zellen beschrieben habe. Ob diese Erscheinung ebenfalls der Anfang zu der Umwandlung in eine LEYDIG'sche Zelle ist, wage ich nicht zu entscheiden. Die abgebrochenen Fäden zwischen den Wanderzellen sind abgeschnittene Fortsätze von verzweigten, in einer andern Ebene liegenden Zellen.

Auch in ihrer Gestalt zeigen die Wanderzellen grosse Verschie-

denheiten, was wohl auf ihre amöboide Bewegung zurückzuführen ist. Es sind hier nur einige Formen abgebildet (Fig. 26—29).

Während man in den meisten Fällen 2 Kerne findet, zeigt Fig. 30 eine kleine Wanderzelle mit 7 Kernen.

Entgegen der in neuerer Zeit aufgestellten Behauptung, dass die Wanderzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen entstanden, glaube ich auf meinen Präparaten eine Bestätigung der alten Ansicht, dass sie bindegewebiger Natur sind, zu finden. Es wurden die Wanderzellen zahlreich in dem Bindegewebe und auch öfters auf der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe angetroffen.

Fig. 31 zeigt eine Wanderzelle, welche zum Theil im Bindegewebe, zum Theil im Epithel liegt, eine andere befindet sich im Bindegewebe.

Fig. 32 stellt zwei Wanderzellen dar, von denen die eine im Bindegewebe, die andere, amöboide Gestalt zeigend, oberhalb der basalen Epithelschicht liegt.

In dem ältesten Stadium bemerkt man öfters in der äussern Zone der Schutzkappe Wanderzellen, welche allem Anschein nach Andeutungen von ihrem bevorstehenden Zerfall zeigen. Solche Zellen sind auf Fig. 33 und 34 dargestellt. Auf der ersten liegt die Wanderzelle in einem Interzellularraum. Der Kern hat eine sehr unregelmässige Gestalt. Das Protoplasma ist kaum sichtbar, nur bei sehr scharfer Einstellung nimmt man in dem schwach gefärbten Protoplasma einzelne feine Fädchen wahr. — Die folgende Figur zeigt diese Verhältnisse in noch viel charakteristischerer Weise. Es liegt auch hier die Wanderzelle in einem Interzellularraum. Von der Zellgrenze ist kaum noch etwas zu sehen. Zwischen den 4 sehr unregelmässigen Kernen verlaufen einzelne Fädchen. Von dem sonstigen Protoplasma ist nichts mehr zu erkennen.

Was mich in der Annahme, dass es sich hier um einen Zerfall der Wanderzellen handelt, bestärkt, ist der Umstand, dass die von der Wanderzelle nach dem Rande der Schutzkappe zu liegenden Epithelzellen ebenfalls vollständig verändert erscheinen. Die Kerne sowohl wie das Protoplasma sind im Vergleich zu den übrigen Zellen schwach gefärbt. In zwei Zellen ist kein Kern sichtbar; ob derselbe in einer andern Ebene liegt, oder schon zerfallen ist, kann nicht festgestellt werden.

Mit einigen Worten soll noch auf die Pigmentzellen, welche in der Schutzkappe der beiden ältesten Stadien vorkommen, eingegangen werden. — Während sie in der Schutzkappe der $7\frac{1}{2}$ cm langen Em-

bryonen nur sehr spärlich auftreten, finden sie sich in dem ältesten Stadium in grössern Mengen.

Dass die Pigmentzellen hier aus dem Bindegewebe eingewandert sind, unterliegt wohl keinem Zweifel. Bei den beiden jüngsten Stadien bemerkt man sie nur im Bindegewebe, hierauf treten sie zunächst in den basalen Schichten der Schutzkappe auf und finden sich schliesslich in allen Schichten derselben.

Stellt man nun die bisherigen Befunde zusammen, so ergibt sich Folgendes:

Bei den jüngsten Embryonen von *Spinax niger* unterscheidet sich das Gewebe in der kleinen Erhebung vor den Rückenflossen nicht wesentlich von dem gewöhnlichen Epithel der übrigen Haut.

Schon bei den $5\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen nimmt man eine Differenzirung an dem Gewebe der Schutzkappe wahr, welche bei dem nächst ältern Stadium noch viel schärfer hervortritt.

Eine Aehnlichkeit dieses Gewebes mit dem Epithel der übrigen Haut ist nicht mehr vorhanden. Man unterscheidet in dem Gewebe 3 Zonen: eine äussere schmale mit flachen Zellen, eine mittlere, breite, welche sich aus verschiedenen weit verzweigten Zellen zusammensetzt, und eine innere schmale Zone mit dicht gelagerten Zellen, welche vor der Stachelanlage ihren Abschluss in dem Schmelzepithel, hinter dem Stachel dagegen in der basalen niedrigen Cylinderzellenschicht findet.

In dem Protoplasma des basalen Theils der Schmelzepithelzellen und in dem der übrigen Zellen der innern Zone, welche den erstern aufliegen, zeigt sich eine faserige Structur.

Auf tiefern, der Basis der Schutzkappe genäherten Schnitten schwindet bei beiden Stadien sowohl die Protoplasmafaserung als auch die Differenzirung des Gewebes allmählich, und es erscheinen gewöhnliche Epithelzellen.

Von LEYDIG'schen Zellen ist bei den $5\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen noch nichts zu bemerken, wohl aber bei dem ältern Stadium, und zwar findet man sie hier hauptsächlich in der mittlern Zone und nur ganz vereinzelt auch in der äussern Zone.

Wanderzellen zeigen sich bei beiden Stadien, bei dem erstern in geringer Anzahl, bei dem letztern hingegen in grossen Mengen.

In dem ältesten Stadium treten in den einzelnen Regionen der Schutzkappe verschiedene Epithelverhältnisse auf. In dem obern Theil findet man in dem ganzen Gewebe der Schutzkappe eine deutlich ausgeprägte Protoplasmafaserung (Fig. 10—12). Nach der Basis der

Schutzkappe zu nimmt die Protoplasmafaserung ab, und es erscheinen ähnliche Verhältnisse wie bei den frühern Stadien.

Die LEYDIG'schen Zellen sieht man jetzt in allen Zonen und hauptsächlich in der äussern in grossen Mengen auftreten.

Mit den Wanderzellen verhält es sich ähnlich wie in dem vorhergehenden Stadium.

Wie schon zu Beginn der Arbeit erwähnt, sollen noch einige, dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe der Schutzkappe ähnliche, schon bekannte Epithelformationen zum Vergleich herangezogen werden.

In erster Linie ist hier das Gewebe der Schmelzpulpa der Säugethiere zu nennen.

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, dass die Schmelzpulpa der Säugethiere aus sternförmigen, unter einander anastomosirenden Zellen besteht. Diese Verhältnisse werden nun wohl in den meisten Arbeiten über die Entwicklung der Säugethierzähne erwähnt, allein nur bei BALLOWITZ (2) und in der vor Kurzem erschienenen neuen Auflage von KÖLLIKER's Gewebelehre von v. EBNER (15) finden sich gute Abbildungen der Schmelzpulpa.

Ersterer sagt über dieses Gewebe p. 140: „sternförmige Zellen mit fein ausgezogenen, verzweigten, unter sich anastomosirenden Ausläufern, an den Knotenpunkten dieses Zellnetzes umgeben von einer geringen Menge Protoplasma die rundlichen oder ovalen Kerne, in dem Maschenwerk reichliche helle, sich nicht färbende Zwischen-substanz.“

Letzterer macht folgende Angabe:

„Das innere oder Gallertgewebe des Schmelzorgans, auch Schmelzpulpa genannt, gleicht auffallend dem sogenannten gallertigen Bindegewebe, indem sternförmige, mit ihren Fortsätzen anastomosirende Zellen, zwischen welchen eine eiweissreiche Flüssigkeit die Lücken erfüllt, das Gewebe herstellen. Eine genaue Untersuchung ergibt jedoch, dass auch diese Sternzellen nichts als umgewandelte Epithelzellen sind, zwischen welchen stark ausgeweitete Intercellularräume sich befinden, während die Intercellularbrücken zu langen, flügelartigen Verbindungen der Zellkörper geworden sind.

Den Uebergang des Gallertgewebes in den Typus eines gewöhnlichen geschichteten Epithels bildet die intermediäre Schicht (Stratum intermedium), welche aus mehreren Lagen von Pflasterepithelzellen besteht, die sich zwischen das innere Epithel des Schmelzorgans und das eigentliche Gallertgewebe einschieben. Diese Zellen sind, wie jene

der mittlern Lage der Epidermis und des Mundhöhlenepithels, mit Intercellularbrücken versehen, welche an den isolirten Zellen als Stacheln oder Riffe erscheinen, durch welche die Zellen unter einander zusammenhängen, und man kann dort, wo die intermediäre Schicht in das eigentliche Gallertgewebe übergeht, deutlich verfolgen, wie durch Ausweitung der Intercellularräume die ausgedehnten Lücken zwischen den sternförmigen Zellen der Schmelzpulpa entstehen, was zuerst ANNELL (1) nachwies.“

Ich habe Zahnanlagen von Schaf- und Rinderembryonen untersucht und kann danach die von obigen Autoren gemachten Angaben in jeder Hinsicht bestätigen.

Es zeigen aber nicht nur die einzelnen Zellen der Schmelzpulpa bei den Säugethieren grosse Aehnlichkeit mit denen in der Schutzkappe von *Spinax niger*, sondern auch die Anordnung der Zellen stimmt völlig mit jener überein.

Die basale Epithelschicht wird auch hier von einem Schmelzepithel gebildet, welchem einige Lagen von gewöhnlichen Epithelzellen aufliegen. Diese Gewebsregion entspricht der innern Zone in der Schutzkappe von *Spinax*.

Diese normalen Epithelzellen gehen ganz allmählich in die verzweigten Zellen über, und dadurch wird die entsprechende mittlere Zone gebildet. Nach dem äussern Rande der Schmelzpulpa hin stehen die Zellen wiederum dichter und haben die Gestalt und die Anordnung von normalen Epithelzellen. Diese stellen als äussere Zone den Abschluss der Schmelzpulpa gegen das umgebende Bindegewebe her.

Nach den erwähnten Angaben von BALLOWITZ und von v. EBNER und meinen eigenen Untersuchungen unterliegt es keinem Zweifel, dass es sich hier um dieselben Gewebsverhältnisse handelt, die ich in der Schutzkappe des Flossenstachels von *Spinax niger* beschrieben habe.

Es sei noch erwähnt, dass die einzelnen verästelten Zellen der Schmelzpulpa viel kleiner und die Fortsätze viel zarter sind. Doch ist dies ganz erklärlich, da überhaupt die Gewebe bei den Säugethieren kleinzelliger sind.

Auch unter den Hornzähnen von *Myxine glutinosa* findet sich ein ähnliches Gewebe, über das Angaben von BEARD (3), BEIRENDS (5) und JACOBY (24) vorliegen; doch ziehe ich nur die Arbeit von Letzterem heran, da sie zuletzt erschienen ist und die Angaben der andern Autoren über dieses Gewebe sehr genau wiedergibt.

JACOBY sagt p. 129: „BEARD beschreibt dieses Gewebe als geschichtetes Epithel und weiss von Spalten in diesem Epithel zu melden,

die er dadurch erklären will, dass dieses Epithel von verschiedenen Richtungen seinen Ursprung genommen hat.

BEHREND'S hat sich durch den oberflächlichen Eindruck dieses Gewebes in seiner vorläufigen Mittheilung verleiten lassen, von Bindegewebe zu sprechen, steht aber später auf dem richtigen Standpunkt, dass wir ein Gewebe vor uns haben von dem Charakter der Schmelzpulpa der Säugethiere. Er stützt sich mit Recht auf die Befunde KÄNSCHE'S, der für *Petromyzon planeri* die Entstehung aus Epithel nachweisen konnte. Ich kann hinzufügen, dass ich bei *Petromyzon fluviatilis* und *Petromyzon marinus* ähnliche Verhältnisse vorfand. Ebenfalls richtig ist es, mit BEHREND'S die Spalten im Gewebe als Folge von Zerrung aufzufassen, welche hier beim lebenden Thier in Folge der umgebenden harten Gewebe wirksam ist und nach der Conservirung noch mehr hervortreten wird. Das wird um so wahrscheinlicher, da ich nachweisen konnte, dass die Lage der Spalten durchaus inconstant ist. Im Uebrigen muss noch betont werden, dass auch bei *Myxine* die Entstehung dieses Gewebes durch Zerrung geschichteten Epithels ersichtlich ist, wenn man auf die untern Theile des Gewebes achtet. Diese Theile sind viel weniger der Zerrung ausgesetzt, und hier finden wir denn auch viel mehr eine epitheliale Anordnung der Zellen.“

Auf die nähere Beschreibung des Gewebes gehen die Autoren nicht ein. BEHREND'S giebt in seiner zweiten Arbeit 2 gute Abbildungen (fig. 21 u. 22), während die von JACOBY zu sehr schematisirt sind. — Ich verweise auf die Abbildungen von BEHREND'S.

Das Gewebe besteht, ebenso wie in der Schutzkappe von *Spinax niger* aus mehr oder weniger weit verästelten Zellen. Die Intercellularräume sind in der Mitte am weitesten, wie man auf fig. 21 und 22 von BEHREND'S sehen kann.

BEHREND'S hat einen schroffen Uebergang von dem aus verästelten Zellen bestehenden Gewebe zu dem normalen Epithel dargestellt. — In diesem Punkt bin ich zu einem andern Resultat gekommen. Man kann meistens einen ganz allmählichen Uebergang zwischen den verästelten und den gewöhnlichen Epithelzellen beobachten.

Auf Grund meiner vergleichenden Untersuchung bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass es sich hier um ein dem in der Schutzkappe von *Spinax niger* sehr ähnliches Gewebe handelt.

Ausser den bis jetzt angeführten Objecten, wo sich das aus verästelten Zellen bestehende Gewebe findet, liegen aus der Literatur noch einige weitere Angaben über das Vorkommen ähnlicher Gewebe vor.

v. BRUNN (9) hat entsprechende Verhältnisse in dem Follikel-epithel von nicht ausgestossenen Eierstockseiern gefunden und S. MAYER (38) in der Nickhaut vom Frosch.

Beide Autoren sprechen die Ansicht aus, dass diese verästelten Zellen sich aus gewöhnlichen Epithelzellen bilden.

Von grosser Wichtigkeit ist auch noch die vor Kurzem erschienene Arbeit von SCHUBERG (46), in welcher verzweigte Zellen in dem einschichtigen Hodenepithel von *Hirudo* geschildert werden.

Ausser ihm haben noch verschiedene Forscher diese Zellen in dem Epithel von wirbellosen Thieren nachgewiesen.

SCHUBERG sagt p. 6: „In den dem Vas efferens zunächst liegenden Zellgruppen stossen die einzelnen Zellen noch in der gewöhnlichen Weise an einander, und nur die peripheren Zellen zeigen die Ausläufer, welche sich mit denen der benachbarten verbinden. Dass diese Ausläufer nichts anderes sind, als ausgezogene Zellbrücken, lässt sich leicht aus solchen Stellen ersehen, wo man Uebergänge von kürzern zu längern Zellbrücken wahrnimmt. Je mehr die einzelnen Zellen von einander getrennt werden, desto mehr nehmen sie den Habitus von sternförmigen Bindegewebszellen an, wie man sie im Gallertgewebe antrifft, sie entfernen sich also recht erheblich von dem gewöhnlichen epithelialen Typus. Der allmähliche Uebergang des eigentlichen Epithels zu Elementen von bindegewebigem Typus indessen, die topographischen Verhältnisse und die Wimperbedeckung beweisen, dass auch die letztern Elemente epithelialer Natur sind.“

p. 11: „Diese Umbildung der Epithelzellen dürfte zunächst in allgemeiner Hinsicht von Interesse sein, denn sie bestätigen die auch sonst öfter beobachtete Thatsache, dass verschiedene Gewebe ihrer Erscheinungsform nach in einander übergehen, und nur die Entwicklung einen Schluss darüber zulässt, mit welchem Gewebe man es wirklich zu thun hat. Dass in dem vorliegenden Falle das ganze Epithel einen einheitlichen Ursprung besitzt, ist nicht nur von vorn herein wahrscheinlich, sondern auch durch die Untersuchungen BÜRGER's (10) direct nachgewiesen.“

Den oben gemachten Literaturangaben ist nun zu entnehmen, dass sich das aus verästelten Zellen bestehende Gewebe in diesen Fällen aus gewöhnlichem Epithelgewebe entwickelt.

Wie verhält sich nun in dieser Beziehung das aus verästelten Zellen bestehende Gewebe in der Stachelschutzkappe von *Spinax niger*?

Nach meinen Untersuchungen findet sich dieses Gewebe in dem obern Theil der Schutzkappe und vor allem innerhalb der bauchigen Auf-

treibung. Nach der Basis der Schutzkappe hin nimmt es allmählich ab, und an seine Stelle tritt normales Epithelgewebe, das, wie man jetzt allgemein annimmt, aus einzelnen, durch schmale Intercellularräume getrennten Zellen besteht, die wiederum durch Intercellularbrücken, in welchen das Protoplasma der Zellen verläuft, in Verbindung stehen. Es ist somit eigentlich auch hier jede andere Entstehung des aus verästelten Zellen bestehenden Gewebes als aus dem normalen Epithelgewebe ausgeschlossen.

Um jedoch jeden Zweifel zu benehmen, kann als directer Beweis, dass es sich hier um ein Epithelgewebe handelt, noch die Anwesenheit der LEYDIG'schen Zellen zwischen den verschiedenen weit verästelten Zellen gelten; denn LEYDIG'sche Zellen sind bekanntermaassen epithelialen Ursprungs und kommen nur im Epithelgewebe vor.

Legt man sich nun die Frage vor, durch welche Ursache die Umwandlung der gewöhnlichen Epithelzellen in verästelte Zellen hervorgerufen ist, so kann ich mich in dieser Beziehung der Ansicht von BEHREND'S und JACOBY, nach der dieses Gewebe unter den Hornzähnen von *Myxine glutinosa* in Folge von Zerrungen der umgebenden Hartsubstanzen entstanden sein soll, nicht anschliessen.

Meine Meinung geht vielmehr dahin, dass das aus verzweigten Zellen bestehende Gewebe durch Auflockerung der normalen Epithelzellen in Folge einer vermehrten Lymphzufuhr zu Stande gekommen ist.

Für diese Annahme spricht einmal die grosse Menge von Wanderzellen, die sich zwischen den verästelten Zellen in der Stachelschutzkappe von *Spinax niger* befindet, andererseits der allmähliche Uebergang von den normalen Epithelzellen zu den verästelten Zellen.

Es bleibt nun noch ein Punkt zu erörtern übrig, nämlich welche Function dem aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebe zukommt. Bei der Schmelzpulpa nimmt man als Function an, dass sie den Platz für den wachsenden Zahn freihalten soll; wenn dies wirklich der Fall ist, so erscheint es doch sonderbar, dass nur bei den Säugethieren eine Schmelzpulpa zur Ausbildung gelangt und auch hier sich noch Ausnahmen finden, wie beispielsweise bei *Phocaena* und *Bradypus*.

Auch der Schutzkappe von *Spinax niger* könnte man diese Function zuschreiben, doch näher als diese liegt, dass die Schutzkappe einerseits als Schutz für den sich entwickelnden Stachel, andererseits als Schutz für den mütterlichen Uterus dient. Beide angeführten Gründe sind aber durchaus nicht stichhaltig, wenn man berücksichtigt, dass bei den meisten Dornhaien die Schutzkappe aus gewöhnlichen Epithelzellen

besteht und, so weit wir wissen, nur bei *Spinax niger* eine Schutzkappe mit verzweigten Zellen entwickelt ist.

Nach dem Gesagten fällt es nun sehr schwer, die Function des Gewebes unter den Hornzähnen von *Myxine glutinosa* zu erklären. Es ist daher am rathsamsten, ganz allgemein das aus verzweigten Zellen bestehende Gewebe als ein elastisch wirkendes Polster aufzufassen, das bei den genannten Objecten verschieden wirkt.

Die bisher geschilderten Epithelverhältnisse dürften, wie schon SCHUBERG (46) von denen des Hirudineenhodens behauptet, für die Beurtheilung der kürzlich zwischen BLOCHMANN und BOTT geführten Discussion nicht ohne Werth sein. — Es handelt sich nämlich um den Begriff Epithel. Während BOTT behauptet, dass zum Begriff „Epithel“ eine bestimmte Zellenanordnung gehört, und verästelte Zellen nicht zum Epithel zu rechnen seien, lässt BLOCHMANN ersteres für den „Schulbegriff Epithel“ gelten, führt dann aber das allgemein als Epithel anerkannte Gewebe in der Schmelzpulpa der Säugethiere und ausserdem dasjenige der Stachelschutzkappe von *Spinax niger*, welches er gelegentlich untersucht hatte, an, um die Unhaltbarkeit der BOTT'schen Ansicht darzulegen.

Hat nun auch BLOCHMANN für seine letzte Behauptung keinen eingehenden Beweis erbracht, so kann wohl meine Untersuchung der Gewebsverhältnisse in der Schutzkappe von *Spinax niger* als völliger Beweis für die nicht zutreffende Auffassung BOTT's dienen.

Aus dieser Discussion ist nun zu entnehmen, dass unter dem gewöhnlichen Begriff Epithel nicht nur die normalen Epithelgewebe verstanden werden können, sondern auch Gewebsformationen, deren Zellen verästelt und dadurch Bindegewebszellen ähnlich sind.

Es ist hier noch zu betonen, dass bei Bindegewebsformationen mit verästelten Zellen die Zwischensubstanz (Gallerte, Knorpelsubstanz etc.) von besonderer Wichtigkeit ist. In den Epithelformationen, die aus verästelten Zellen bestehen, ist von einer Zwischensubstanz nichts bekannt.

Neben den Untersuchungen über das Epithelgewebe der Schutzkappe ist noch der fertige Bau und die Entwicklung des Flossenstachels von *Spinax niger* einem genauen Studium unterworfen.

Auf die vorhandene Literatur gehe ich nicht weiter ein, da MARKERT (36) in seiner Arbeit einen Ueberblick gegeben hat und seither noch keine weitere diesbezügliche Arbeit erschienen ist.

Zunächst soll das Aeussere und der Bau des fertigen Stachels, dann die Entwicklung desselben während vier verschiedener Alters-

stadien geschildert, und zum Schluss, soweit es möglich ist, meine Befunde mit denjenigen, welche MARKERT über den *Acanthias*-Stachel veröffentlicht hat, verglichen werden.

Ich erwähne schon hier, dass der feinere Bau der den Stachel zusammensetzenden Substanzen nicht berücksichtigt wird.

Die Verhältnisse des fertigen Stachels sind bei einem ausgewachsenen, ca. 34 cm langen Thier untersucht.

Die Länge des hintern Flossenstachels beträgt 2,5 cm, die des vordern 1,7 cm.

Entfernt man auf einer Seite die den Stachel umgebenden Weichtheile, so unterscheidet man einen frei über die Oberfläche des Körpers ragenden Kronentheil, der nur an seinen seitlichen, ausgekehlten Flächen von einer dünnen Hautdecke überzogen ist, und einen von Weichtheilen gänzlich eingeschlossenen Wurzeltheil.

Letzterer liegt mit seiner hintern, concaven Seite dem Flossenknorpel an (Fig. 35 und 36).

Von dem vordern Ende des Flossenknorpels geht ein Knorpelstab in die Pulpahöhle des Stachels.

Nimmt man den Stachel vollständig aus den Weichtheilen heraus (Fig. 37), so sieht man, dass die vordere Fläche der Wurzel convex, die hintere flach concav ist. Die Wurzel hat in ihrem untern Theil eine matt weissliche Färbung, nach dem Kronentheil zu zeigt sie einen etwas dunklern Ton mit bräunlichen Punkten.

Der Kronentheil setzt sich scharf gegen die Wurzel ab, sowohl durch seine verschiedene Gestalt als auch durch seine bedeutend dunklere Färbung. Die Krone verjüngt sich nach der Spitze zu und ist an beiden seitlichen Flächen eingekehlt. Der vordere Rand ist hauptsächlich in den untern Theilen der Krone von den Seitenflächen scharf abgesetzt. Er zeigt nach vorn eine gewölbte, convexe Oberfläche, welche von einer glänzenden Schicht überzogen ist. Die Grenze des Randes gegen die Wurzel ist scharf abgeschnitten.

An den hintern Enden der Seitenflächen zeigt sich je eine Verdickung, welche an der Spitze des Stachels am stärksten ausgeprägt ist und nach der Wurzel hin allmählich abnimmt. Diese Verdickungen sind ebenfalls von der glänzenden Schicht überzogen. Die beiden ausgekehlten Flächen und die hintere, flach convexe Fläche zeigen denselben matten Ton der Oberfläche wie die Wurzel, nur sind sie, vor allem die Seitenflächen, bedeutend dunkler gefärbt als die Wurzel.

Von dem herausgelösten hintern Stachel sind, nachdem er zuvor gut getrocknet war, einige Querschliffe angefertigt. Leider gelang

es trotz aller Sorgfalt nicht, einen vollständig unversehrten Schliff zu erhalten, da in Folge der dünnen Wände beim Schleifen leicht Theile derselben absprangen.

Bei der Untersuchung eines Querschliffes durch den obern Theil der Stachelkrone (Fig. 38) fällt sofort auf, dass sich derselbe in hohem Maasse von dem von MARKERT auf tab. 46, fig. 8 abgebildeten Schliff durch die Spitze eines *Acanthias*-Stachels unterscheidet. Wenn man auch dieselben Bestandtheile des Stachels, Schmelz und Dentin findet, so zeigen diese Theile doch bezüglich der Gestalt und der Beschaffenheit der Dentinwände und der Lagerung des Schmelzes auf dem Stachel andere Verhältnisse.

Während der Kronenthail des *Acanthias*-Stachels von zwei vordern convexen, sich unter einem spitzen Winkel schneidenden Flächen und einer hintern concaven Fläche begrenzt wird und den beiden vordern Flächen sowie den beiden seitlichen Dritteln der hintern ein gleichmässiger Schmelzüberzug aufliegt, zeigt der vorliegende Schliff an seinem vordern Ende eine convexe Fläche, welche mit Schmelz, der in Folge des Schleifens abgesprungen ist, überzogen wird. Die seitlichen Flächen sind ausgekehlt, und an den hintern Enden dieser Flächen, die, wie schon erwähnt, bei dem fertigen Stachel verdickt sind, sieht man ebenfalls eine Schmelzdecke. Die hintere Fläche des Stachels ist schwach convex und zeigt keinen Schmelz.

An dem Dentin macht sich in so fern eine grosse Abweichung von dem *Acanthias*-Stachel geltend, als die von MARKERT in der äussern Zone der Stachelwand erwähnte längsfasrige, stark pigmentirte Dentinschicht hier fehlt. Das Dentin besteht vielmehr aus einer vollständig gleichmässigen Substanz.

Die Dentinwände umschliessen nicht, wie bei *Acanthias*, nur eine in der Mitte gelegene Pulpahöhle, sondern 2 vollständig von einander getrennte, und zwar eine kleinere, im vordern Theil des Stachels gelegene, und eine grössere, hintere, in welche der Knorpelstab sich erstreckt. Ausserdem kann man in dem Dentin der rechten Seite des Stachels an dem hintern Ende noch den Rest einer Pulpahöhle erkennen.

Von der grössern Pulpahöhle erstrecken sich nach allen Seiten feine, vielfach verzweigte Dentinröhrchen in die Dentinwände. Kürzere, verzweigte Dentinröhrchen gehen auch von der vordern Höhle aus.

Auf einem durch die Mitte des Stachels gehenden Querschliff (Fig. 39) erscheint sowohl die vordere wie die hintere Pulpahöhle bedeutend grösser, dem entsprechend sind die Dentinwände von ge-

ringerer Dicke und die diese durchziehenden Dentinröhrchen sehr kurz und wenig verzweigt. Von seitlichen Pulpahöhlen ist hier nichts zu sehen.

Der vordere Theil des Stachels ist im Gegensatz zu dem des zuerst geschilderten Schliffes hier sehr scharf von dem hintern abgesetzt. — Schmelz ist nur an der rechten Seite erhalten. An der linken vordern Seite und an den beiden seitlichen hintern Kanten sind sowohl der Schmelz wie Stücke der Dentinwand abgesprungen.

Die bei dem ersten Querschliff erwähnten Abweichungen von dem Stachel des *Acanthias* beziehen sich in gleicher Weise auf den vorliegenden.

Während nun bei dem fertigen Stachel von *Spinax niger* sich wesentlich andere Verhältnisse als bei *Acanthias* gezeigt haben, findet man bei Beginn der Entwicklung ziemlich viel Aehnlichkeit zwischen beiden Stacheln; aber bald machen sich in der Weiterentwicklung des Stachels von *Spinax* Veränderungen bemerkbar, welche allmählich zu dem vollständig abweichenden Aussehen des ausgebildeten Stachels überleiten.

Bei den jüngsten Embryonen von $3\frac{1}{2}$ —4 cm Länge kann man in der stecknadelkopfstarken Erhebung vor den Rückenflossen weder auf Längs- noch auf Querschliffen etwas von der Stachelanlage bemerken.

Das nächst ältere Stadium, ein Embryo von $5\frac{1}{2}$ cm Länge, zeigt schon eine ansehnliche Schutzkappe (Fig. 2) und innerhalb derselben den in Entwicklung begriffenen Stachel.

Die Figg. 40—43 sollen die Stachelentwicklung dieses Stadiums veranschaulichen. Zur bessern Orientirung ist die Lage der abgebildeten Querschnitte auf dem zugehörigen Längsschnitt durch Pfeile angedeutet.

Auf einem medianen Sagittalschnitt (Fig. 40) setzt sich das veränderte Gewebe der Schutzkappe in einen Streifen gewöhnlichen Epithels fort, welcher sich in das unter der Schutzkappe gelegene Bindegewebe erstreckt. Sowohl bei dem Epithel der Schutzkappe wie bei dem sich in das Bindegewebe erstreckenden Epithelstreifen wird die basale Schicht von einem Cylinderepithel, dem Schmelzepithel, gebildet.

Abweichend von der Schilderung MARKERT's liegt auf dem vorliegenden Schnitt das Schmelzepithel nicht nur der vordern Seite des Stachels an, sondern es erstreckt sich auch über die Spitze hinweg ein Stück weit an der hintern Wand des Stachels nach abwärts. Wie sich später zeigen wird, erklärt sich aus dieser Anlage des Schmelzepithels die grosse Abweichung in der Ablagerung des Schmelzes.

Das Dentin des Stachels hat die Gestalt einer dünnwandigen Pyramide. Sie umschliesst ungefähr das obere Drittel der ganzen Länge des Knorpelstabes.

Die vordere Dentinwand ist etwas länger als die hintere. Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man, dass das Dentin noch eine lockere Substanz darstellt und an seinem untern Ende sich aus einzelnen Fädchen zusammensetzt.

Von dem vordern Ende des Flossenknorpels ragt in den vom Dentin umschlossenen Raum, in die Pulpahöhle des Stachels, ein Knorpelstab hinein. Dieser Knorpelstab zeigt an seinem obern Ende noch prächondrales Gewebe.

Von einer Schmelzschicht ist auf der vorliegenden Abbildung nichts zu bemerken, da dieselbe bei sehr schwacher Vergrößerung gezeichnet ist. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man den Schmelz nicht nur der vordern Wand anliegen, sondern auch die Spitze des Stachels und den obern Theil der hintern Wand überziehen, was der gleich zu beschreibende Querschnitt durch die Spitze des Stachels veranschaulicht (Fig. 41).

In der Mitte des Gewebes der Schutzkappe ist ein kleiner, von dem Schmelzepithel begrenzter Hohlraum zu sehen. In diesem liegt die dunkel gefärbte Dentinspitze, welche allseitig von einer hellern Substanz, dem Schmelz, umschlossen ist.

Der Schmelz wird durch einen Zellencomplex von dem hintern Schmelzepithel getrennt. Dieser entspricht dem auf dem Längsschnitt angedeuteten Bindegewebsstrang, welcher der hintern Stachelwand anliegt und sich zwischen das hintere Schmelzepithel und die hintere Wand der Stachelspitze einschiebt.

Auf der folgenden Fig. 42, einem etwas tiefer gelegenen Querschnitt, haben sich die Verhältnisse wesentlich geändert.

Das Schmelzepithel stellt ein halbmondförmiges Gebilde dar, die beiden Hörner desselben sind etwas einwärts gekrümmt. Die lockere Consistenz des Dentins zeigt sich hier viel deutlicher als auf dem geschilderten Längsschnitt. Das Dentin bildet einen Ring, welcher die aus Bindegewebe bestehende Pulpa umschliesst. Nur der vordern Wand und den beiden seitlichen Dritteln der hintern Wand liegt noch Schmelz an. Das mittlere Drittel der hintern Wand wird von einem von der Flosse kommenden Bindegewebsstrang bedeckt, von welchem sich nach beiden Seiten zwischen die hintere Wand des Stachels und die einwärts gekrümmten Enden des Schmelzepithels Bindegewebszellen eingeschoben haben.

Der zwischen der vordern Wand des Stachels und dem Schmelzepithel liegende Hohlraum ist hier, wie auch MARKERT bei seinen Präparaten annimmt, in Folge der Conservirung entstanden.

Auf der folgenden Fig. 43 ist die Wand des Stachels aus einzelnen Dentinkügelchen, welche in einer Grundsubstanz eingebettet sind, gebildet.

Schmelz zeigt sich jetzt nur noch an der vordern Wand. In der Pulpahöhle — der hintern Wand genähert — liegt der Querschnitt des Knorpelstabes von einem lockern Bindegewebe umschlossen, welches nach der vordern Stachelwand hin immer mehr an Dichte zunimmt.

Zwischen den seitlichen Enden der hintern Wand und den einwärts gekrümmten Hörnern des Schmelzepithels liegt jetzt bedeutend mehr Bindegewebe als auf der vorigen Abbildung. Unterhalb des Schmelzepithels erstreckt sich das Bindegewebe der Flosse allmählich in das Epithelgewebe der Schutzkappe.

Je weiter sich die Schnitte der Basis der Stachelanlage nähern, desto mehr nehmen die Dentinwände und die Schmelzschicht des Stachels an Umfang ab. Vor dem Schmelzepithel auf der äussern Grenze der innern Zone tritt innerhalb des aus verästelten Zellen bestehenden Gewebes ein Bindegewebscomplex auf, der von einem niedrigen Cylinderepithel umschlossen ist (Fig. 48 des folgenden Stadiums). Je tiefer liegende Schnitte man untersucht, desto umfangreicher stellt sich dieser Bindegewebscomplex dar, welcher schliesslich mit den auf beiden Seiten neben der Stachelanlage sich erstreckenden Bindegewebeinstülpungen, wie auf Fig. 41 angedeutet ist, in Verbindung tritt. Es ist dann die ganze Stachelanlage von Bindegewebe umschlossen.

Von dem Dentin und dem Schmelz ist jetzt nichts mehr zu sehen; das Schmelzepithel hat sich in drei Theile aufgelöst. Den einzelnen Theilen des Schmelzepithels liegen einige Lagen von normalen Epithelzellen auf und stellen mit erstern 3 getrennte Schmelzorgane dar. Es finden sich hier dieselben Verhältnisse, welche auf Fig. 49 von dem nächst ältern Stadium abgebildet sind.

Die in diesem Stadium auftretenden Dentinwände entsprechen der vordern und hintern Wand des obern Theils der Krone des fertigen Stachels.

Bei dem nächst ältern Stadium, einem $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryo, treten in dem obern Theil des Stachels ähnliche Verhältnisse auf, wie sie bei dem vorigen Stadium geschildert worden sind, in den tiefern

Partien hingegen zeigen sich grosse Veränderungen, sowohl an dem Schmelzepithel wie an den Hartsubstanzen.

Die Figg. 44—49 sollen die Veränderungen in der Stachelentwicklung zeigen.

Auf einem medianen Sagittalschnitt (Fig. 44) sieht man, dass sowohl der Stachel wie der Knorpelstab bedeutend in der Entwicklung vorgeschritten ist. Der Knorpelstab geht an seiner Spitze immer noch in prächondrales Gewebe über, ein Zeichen, wie MARKERT sagt, dass der Knorpel an seiner Spitze noch fortgesetzt wächst.

Das Dentin ist an der Spitze des Stachels schon von fester, homogener Beschaffenheit, während es sonst noch die Verhältnisse des vorigen Stadium zeigt. Der Schmelz ist hier genau so gelagert wie früher, nur bildet er auf der Dentinspitze des Stachels eine wohl ausgebildete Kappe. Das Bindegewebe in der Pulpahöhle hat sich gegen früher nicht verändert. Pigmentzellen zeigen sich in dem die Basis der Stachelanlage umgebenden Bindegewebe, während sie in der Pulpahöhle des Stachels noch nicht zu finden sind.

Die Dentinwände auf diesem Längsschnitt entsprechen der vordern und hintern Wand des Kronentheils des fertigen Stachels.

Auf einem mehr seitlichen Längsschnitt (Fig. 45) treten die oben angedeuteten Veränderungen auf. Von den Dentinwänden des vorigen Schnittes sieht man hier nur noch den untern Theil der vordern Wand und die hintere Wand des Stachels. Ausserdem ist noch eine neue Dentinwand getroffen, welche beim fertigen Stachel die seitliche, ausgekehlte Fläche der Krone und die seitliche Begrenzung der Wurzel darstellt. Diese erscheint auf dem vorliegenden als ein vor dem Knorpelstab in dem Bindegewebe liegender Dentinstab, der sich nach unten weit über das Schmelzorgan hinaus erstreckt und mit seinem obern Ende in der Höhe, wo die vordere Wand der Krone ihren Abschluss erreicht, mit der hintern Wand in Verbindung tritt.

Diese Verhältnisse werden klarer bei der Betrachtung der Querschnitte dieses Stadiums, weshalb dort auch erst die Veränderungen näher besprochen werden sollen.

Auf den Schnitten durch die Spitze des Stachels findet man ähnliche Verhältnisse, wie sie Fig. 41 des vorigen Stadiums zeigt. Die Schutzkappe steht hier noch nicht in Verbindung mit der Flosse, so dass daher die Stachelanlage allseitig von dem Gewebe der Schutzkappe umschlossen ist. Auch die Fig. 46 hat noch grosse Aehnlichkeit mit der entsprechenden des vorigen Stadiums. Die Schutzkappe steht

jetzt in Verbindung mit der Flosse, und man sieht den von der Flosse nach der Stachelanlage sich erstreckenden Bindegewebsstrang.

An dem Dentin, welches dieselbe Form zeigt wie auf Fig. 42, kann man hier, was auf dem zugehörigen Längsschnitt nicht genau zu sehen war, deutlich zwei verschiedene Schichten beobachten, und zwar eine innere dickere, heller gefärbte und eine äussere schmale, dunkle Schicht. Schmelz liegt nur noch der vordern Wand an. Derselbe lässt bei stärkerer Vergrösserung deutlich eine radiäre Streifung erkennen.

In der Pulpahöhle nahe der hintern Wand liegt ein rundliches Gebilde aus prächondralem Gewebe, welches die Spitze des Knorpelstabes vorstellt. Dasselbe wird von lockerm Bindegewebe umschlossen.

Hinter der Stachelanlage erstreckt sich auch hier wiederum das Bindegewebe seitlich in das Gewebe der Schutzkappe.

Auf der Fig. 47 machen sich die auf dem seitlichen Längsschnitt erwähnten Veränderungen bemerkbar, und zwar einerseits an dem Schmelzepithel und andererseits an dem Stachel selbst.

Das Schmelzepithel hat sich im Vergleich zu dem der vorigen Abbildung wesentlich verändert. Der vordere Abschnitt ist bedeutend steiler, die seitlichen Enden dagegen sind flacher geworden. Auf beiden Seiten des Schmelzepithelbogens bemerkt man, dass ungefähr in der Mitte ein Theil der Schmelzzellen ihre charakteristische Gestalt aufgegeben haben und das Aussehen von gewöhnlichen Epithelzellen zeigen.

Da bei dieser und der nächsten Figur jedesmal die Veränderungen auf der linken Seite der Stachelanlage weiter vorgeschritten sind als auf der rechten, werde ich der Einfachheit halber dieselben nur auf der linken Seite schildern.

Durch die Umwandlung der Zellen ist das Schmelzepithel auf jeder Seite in zwei Theile getrennt. Auf dem dieser Trennungsstelle anliegenden Dentin sieht man den Schmelzüberzug verschwinden. Auch mit dem Dentin selbst geht eine grosse Veränderung vor sich. Zunächst bemerkt man, dass das Dentin an der vordern Wand und an den seitlichen Theilen der hintern Wand sich stark auflockert und dass sich dann, wie es Fig. 47 zeigt, die Dentinwand in zwei Theile trennt. Das untere Ende des obern Abschnitts derselben hat sich ein wenig in das Innere der Pulpahöhle vorgeschoben. Die hintere Wand hat sich von dem untern Abschnitt der vordern Wand losgelöst, und auf der Grenze des aufgelockerten Theils der hintern Wand erstreckt sich von derselben ein Dentinzapfen in das Innere der Pulpahöhle.

Dieser Zapfen ist auf einem etwas tiefer gelegenen Schnitt (Fig. 48) mit dem gegen das Innere der Pulpahöhle vorgeschobenen Theil des obern Abschnitts der vordern Dentinwand in Verbindung getreten.

Hierdurch hat man auf dieser Abbildung 3 unter sich getrennte, aber noch nicht völlig durch Dentin abgeschlossene Hohlräume: eine mittlere und 2 seitliche Pulpahöhlen. An Stelle der gewöhnlichen Epithelzellen an den Trennungsstellen des Schmelzepithels ist auf diesem Schnitt Bindegewebe, in welchem auf der rechten Seite 2 kleine Blutgefässe liegen, getreten. Die Stachelanlage auf dieser Figur hat sich gegen die der vorhergehenden Abbildung bedeutend verlängert, was bei dem ältesten Stadium noch viel deutlicher zu Tage treten wird.

Schmelz findet man jetzt nur noch an den mit dem Schmelzepithel bedeckten Theilen der Dentinwände. Auf Fig. 47 sowohl wie auf der vorliegenden ist von dem Schmelzepithel nicht nur beiderseits an der äussern Wand der seitlichen Pulpahöhlen Schmelz abgeschieden, sondern auch noch über die äussere Wand hinaus, bis zu der Stelle, wo das Schmelzepithel nach innen eingebogen ist.

In der mittlern Pulpahöhle liegt der hintern Wand genähert der Knorpelquerschnitt. Derselbe wird an seiner vordern Seite von lockerm, mit mehreren Blutgefässen durchsetztem Bindegewebe umgeben. In dem vordern steilen Abschnitt der Pulpahöhle liegt dichtes Bindegewebe, welches sich kaum gegen das Dentin der vordern Wand absetzt. Vor dem vordern Schmelzepithel zeigt sich genau so wie bei dem vorigen Stadium ein Bindegewebscomplex, der auf den tiefern Schnitten immer grösser wird und die Stachelanlage mehr und mehr umschliesst.

Das Dentin der vordern Wand der mittlern Pulpahöhle und das der äussern Wände der seitlichen Höhlen nimmt immer mehr an Umfang ab und ebenfalls der diesen Theilen aufliegende Schmelz.

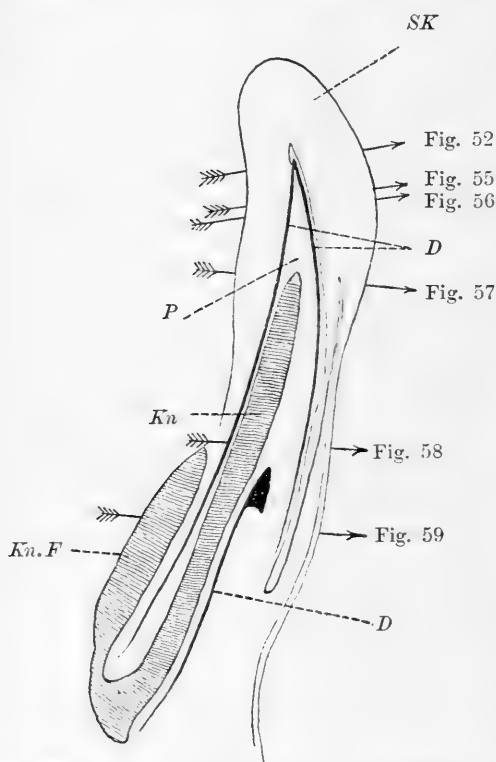
Auf der Fig. 49 liegt die Stachelanlage vollständig im Bindegewebe. Von Schmelz ist nichts mehr zu sehen und von dem Dentin nur noch die hintere Wand und die seitlichen Wände der mittlern Pulpahöhle.

Auf noch tiefer liegenden Schnitten verschwinden auch die hier noch vorhandenen Dentinwände und zuletzt die 3 getrennten Schmelzorgane. An Stelle der Dentinwände der mittlern Pulpahöhle treten schliesslich dicht gelagerte Bindegewebszellen.

Die Stacheln der ältesten zur Untersuchung gelangten Embryonen wurden, wie schon im 1. Theil der Arbeit erwähnt, mit dem um-

gebenden Gewebe zuvor entkalkt, aber trotzdem boten sie beim Schneiden grosse Schwierigkeiten.

Wegen der verschieden stark entwickelten Dentinwände mit den dazwischen liegenden Weichtheilen und des den Stachel umgebenden zarten Gewebes der Schutzkappe waren einzelne Faltungen und Zerreissungen, welche verschiedene Lücken in den Serien hervorriefen, nicht zu vermeiden. Trotzdem liess sich die Untersuchung gut durchführen. An den Zeichnungen wurden an der einen oder andern Stelle, wo das Dentin oder das Gewebe zerrissen war, mit Berücksichtigung der thatsächlichen, sich auf den benachbarten Schnitten zeigenden Verhältnisse, kleine Correcturen vorgenommen.



Medianer Längsschnitt durch die Stachelanlage eines $11\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. 24fache Vergr.

Der obere Theil des Stachels zeigt, wie auf dem medianen Längsschnitt Fig. 50 und den durch diese Partie gehenden Querschnitten Fig. 52 und 55 zu sehen ist, im Allgemeinen die frühern Befunde; nur haben die Dentinwände sehr an Umfang zugenommen.

Auf dem medianen Längsschnitt Fig. 50 stellt die vordere und hintere Wand des Stachels am obern Ende einen soliden Kegel dar, welcher von feinen, längs verlaufenden Dentiuröhrchen durchzogen ist.

Infolge des Entkalkens ist der Schmelz vollständig verschwunden.

Der Uebersicht halber ist auf dem nebenstehenden schematischen Längsschnitt die Lage der einzelnen Querschnitte dieser Serie angegeben. Die Figg. 50—52 und 55—59 sollen die Verhältnisse dieses Stadiums veranschaulichen.

Der obere Theil des Stachels zeigt, wie auf dem medianen Längsschnitt Fig. 50 und den durch diese Partie gehenden Querschnitten Fig. 52 und 55 zu sehen ist, im Allgemeinen die frühern Befunde; nur haben die Dentinwände sehr an Umfang zugenommen.

Auf dem medianen Längsschnitt Fig. 50 stellt die vordere und hintere Wand des Stachels am obern Ende einen soliden Kegel dar, welcher von feinen, längs verlaufenden Dentiuröhrchen durchzogen ist.

Der entsprechende Querschnitt zeigt eine solide Dentinscheibe mit

hellen Kreisen, den quer geschnittenen Dentinröhrchen, ausserdem sieht man nach allen Richtungen in der Schnittfläche zarte, dunkle Faden verlaufen. An der Dentinscheibe kann man deutlich 3 verschieden stark gefärbte Zonen unterscheiden, und zwar eine schmale äussere, helle Randzone, an diese, nach innen sich anschliessend, eine dunkel gefärbte und eine central gelegene, hellere Zone.

Auf einem etwas tiefer gelegenen Schnitt (Fig. 55) sieht man anstatt der Dentinscheibe die vordere und hintere Wand des Stachels die mit Bindegewebe angefüllte Pulpahöhle umschliessen. Das Gewebe der Pulpahöhle, in welchem überall vereinzelte Pigmentzellen liegen, ist in der Mitte der Höhle ziemlich locker, nach den Wandungen hin wieder dichter, und man kann einzelne Fortsätze von Bindegewebszellen in dem Dentin verfolgen.

An der Dentinwand unterscheidet man auch hier eine innere und äussere schmale, heller gefärbte Randzone und zwischen diesen beiden eine breite dunkle Zone. Diesen Färbungsunterschied kann man auf sämtlichen nachfolgenden Schnitten erkennen.

In den tiefern Partien des medianen Längsschnitts, und zwar in dem Bindegewebe zwischen dem Knorpelstab und dem untern Ende des Schmelzorgans, liegt ein dicker Dentinstab, welcher nach oben frei in der Pulpahöhle endigt und nach unten bis zum Ende des Knorpelstabes reicht. Die beiden seitlichen Dentinwände, die sich zuerst auf dem seitlichen Längsschnitt des vorigen Stadiums zeigten, sind also hier in den untern Partien der Stachelanlage nach vorn mit einander in Verbindung getreten. Dies findet seine Bestätigung, wenn man die später zu schildernden Querschnitte durch die Wurzel und den untern Theil der Krone betrachtet, auf welchen die hintere mittlere Pulpahöhle von der vordern durch eine Dentinwand getrennt ist (Fig. 59).

Auf einem lateralen Längsschnitt (Fig. 51) ist, wie bei dem des vorigen Stadiums, wiederum die seitliche Dentinwand getroffen. Nach oben tritt sie mit der hintern Wand in Verbindung, nach unten liegt sie der ganzen Länge des Knorpelstabes auf. Von der vordern Wand ist der untere Theil zu sehen, welcher auf diesem Schnitt mit der mittlern Dentinwand in Verbindung steht.

Auf dem auf Fig. 56 abgebildeten Querschnitt ist die vordere und hintere Wand des Stachels und ausserdem die auf dem lateralen Längsschnitt erwähnte, seitliche Dentinwand, welche hier die mittlere Pulpahöhle seitlich begrenzt, zu sehen. Dieser Querschnitt hat einige Ähnlichkeit mit demjenigen der Fig. 48 des vorigen Stadiums. Während

auf jener Figur 3 von einander getrennte, aber noch nicht völlig abgeschlossene Räume vorhanden sind, sieht man hier 3 gänzlich von Dentin umschlossene, getrennte Pulpahöhlen, und zwar eine mittlere und 2 seitliche.

Die oben erwähnten 3, verschieden gefärbten Dentinzonen nimmt man hier sowohl an den Wänden der mittlern, wie an denen der seitlichen Pulpahöhlen wahr. Das Bindegewebe in der mittlern Pulpahöhle ist auf dieser Abbildung weggelassen, da es dieselben Verhältnisse wie auf der Fig. 55 zeigt.

Auf den folgenden Schnitten treten fortwährend an den Seitenwänden der mittlern Pulpahöhle Veränderungen auf.

Schon auf der nächsten Fig. 57 bemerkt man eine Einkrümmung der seitlichen Wände in das Innere der mittlern Pulpahöhle, in welcher, der hintern Wand genähert, die Spitze des Knorpelstabes noch als prächondrales Gewebe liegt. Von vorn und seitlich wird dasselbe von lockerm Bindegewebe, in welchem man Pigmentzellen und Blutgefässe wahrnimmt, umschlossen; nach den Dentinwänden hin wird dasselbe dichter.

Die Einkrümmung der Wände nimmt auf den folgenden Schnitten immer mehr zu; auf Fig. 58 tritt eine Theilung der mittlern Pulpahöhle auf, und zwar in einen vordern kleinen und einen hintern grössern Raum. In letzterm liegt der Querschnitt des jetzt aus echtem Knorpelgewebe bestehenden Knorpelstabes. Beide Pulpahöhlen stehen noch durch einen schmalen Verbindungscanal in Zusammenhang. Dieser ist auf der folgenden Fig. 59 an der Grenze der hintern mittlern Pulpahöhle durch Dentin verschlossen. Die vordere Pulpahöhle erstreckt sich noch in den frühern Verbindungscanal bis zu der vordern Wand der hintern mittlern Höhle.

Wie schon bei der Beschreibung der Epithelverhältnisse erwähnt wurde, zeigt sich auf Fig. 59 an der vordern Wand des Stachels ein vollständig von Bindegewebe umschlossenes Schmelzorgan mit einem wohl ausgebildeten Schmelzepithel, während beiderseits an der äussern Wand der seitlichen Pulpahöhlen ein solches noch nicht zur Ausbildung gelangt ist; doch kann man schon aus der Anordnung der Zellen den Beginn der Umbildung zum Schmelzorgan deutlich erkennen. Die basale Zellschicht, welche hier von mittelgrossen Zellen gebildet wird, setzt sich nach vorn und hinten auf hohe cylindrische Zellen fort. Diese umschliessen neben der Stachelanlage einen kleinen, lang gestreckten und hinter der Stachelanlage einen breitem, an der Innenseite mit zahlreichen Bindegewebseinstülpungen versehenen

Epithelcomplex. Diese beiden Epithelhaufen werden von dem äussern Epithel durch den früher oft erwähnten, mit Bindegewebe erfüllten Hohlraum getrennt.

Auf den folgenden Schnitten nimmt zunächst der neben der Stachelanlage liegende Epithelcomplex an Umfang ab, und mit dem Verschwinden desselben bildet sich an der äussern Wand der lateralen Pulpahöhlen das Schmelzorgan aus, welches jetzt nur noch mit dem hinter der Stachelanlage liegenden Epithelhaufen zusammenhängt.

Auf noch tiefer liegenden Schnitten ist auch dieser verschwunden, und es zeigt sich ein Schmelzorgan mit einem charakteristischen Schmelzepithel, welches gänzlich von Bindegewebe umschlossen ist.

Je näher die Schnitte der Basis des Kronentheils liegen, desto mehr nehmen die äussern Wände der seitlichen Pulpahöhlen und die Wände des frühern Verbindungsstücks zwischen den beiden Pulpahöhlen an Umfang ab, bis sie schliesslich auf der Grenze von Krone und Wurzel gänzlich schwinden.

Von den Schmelzorganen verschwindet zuerst das vordere und dann allmählich die beiden lateralen. In der Region der Wurzel ist von denselben nichts mehr zu sehen.

Die die frühere mittlere Pulpahöhle umschliessenden Dentinwände stellen jetzt den Wurzeltheil des Stachels dar, in welchem der Knorpelstab liegt. Die vordere Seite der Wurzel wird von einer convexen, die hintere von einer schwach concaven Fläche gebildet.

Zum Schluss sollen nochmals kurz die Befunde über die Entwicklung des Stachels zusammengefasst werden, wobei ich noch auf die hauptsächlichsten Abweichungen, welche sich bei der Entwicklung des Stachels von *Spinax* und der von MARKERT geschilderten Entwicklung des Stachels von *Acanthias* ergeben, hinweisen.

In dem Stadium, wo sich zuerst die Stachelanlage zeigt, findet man bei *Spinax niger* auf einem medianen Längsschnitt eine dünnwandige Dentinpyramide, in deren Inneres sich von dem vordern Ende des Flossenknorpels ein Knorpelstab erstreckt. Aehnliche Verhältnisse finden sich auf den Längsschnitten fig. 14 und 15 von MARKERT.

Während auf diesen Abbildungen das Schmelzepithel nur der vordern Fläche des Stachels anliegt, biegt dasselbe bei *Spinax* an dem obern Ende des Stachels um und erstreckt sich ein Stück weit an der hintern Wand nach unten. Dem entsprechend findet man bei *Spinax* nicht nur an der vordern Wand des Stachels Schmelz entwickelt, sondern auch auf der Stachelspitze und an der hintern Wand derselben. Die Querschnitte dieses Stadiums von *Spinax* bestätigen

die gemachten Angaben. Die Spitze des Stachels ist von einer Schmelzschicht umschlossen, dann nimmt der Schmelz an der hintern Fläche allmählich ab. Auf Fig. 42 ist nur noch an den seitlichen Dritteln der hintern Wand Schmelz zu sehen, und auf Fig. 43 allein noch an der vordern Wand des Stachels.

Auf dem Querschnitt fig. 24 von MARKERT ist sowohl an den vordern wie an den seitlichen Dritteln der hintern Wand eine Schmelzschicht abgebildet. Das Schmelzepithel ist an den seitlichen Enden eingebogen und liegt den seitlichen Dritteln der hintern Wand unmittelbar auf. Der folgende Querschnitt, fig. 25, zeigt bezüglich des Schmelzepithels dieselbe Anordnung, Schmelz hingegen nimmt man nur an der vordern Wand des Stachels wahr. MARKERT hat nämlich die Schmelzschicht durch eine radiäre Strichelung angedeutet, und diese fehlt an den seitlichen Dritteln der hintern Wand. In seiner Schilderung sagt er nichts Näheres hierüber.

MARKERT hat nach seiner Angabe das älteste Stadium entkalkt, und es ist daher anzunehmen, dass der Schmelz verloren gegangen ist. Auf seinen Querschnitten fig. 29—31 bildet er auch keinen Schmelz ab, an seiner fig. 32 aber bezeichnet er die äussere Schicht an der vordern Fläche des Stachels mit *s* (Schmelz), während er in seiner Schilderung nichts davon erwähnt. Ob sich diese Schicht auf die seitlichen Enden der hintern Wand erstreckt, ist aus der Figur nicht zu entnehmen. Nach den von ihm abgebildeten Querschliffen ist es ausser Zweifel, dass der Schmelz nicht nur an der vordern Wand des Stachels, sondern auch an den seitlichen Dritteln der hintern Wand entwickelt ist.

In der tiefern Region des oben erwähnten Stadiums von *Spinax niger* zeigt sich auf den Querschnitten schon eine Theilung des bisher einheitlichen Schmelzorgans in drei getrennte Theile.

Dies ist ein weiteres, sehr wichtiges Unterscheidungsmerkmal, welches bei den ältern Stadien von *Spinax niger* zu dem von dem *Acanthias*-Stachel gänzlich abweichenden Schmelzüberzug führt.

Bei dem Stachel des $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos nimmt man an der Spitze dieselbe Schmelzabscheidung wie bei dem vorher untersuchten jüngern Embryo wahr. Dann aber zeigt sich in Folge der Theilung des Schmelzepithels eine beschränkte Schmelzablagerung, und zwar nur noch an der vordern Wand und an den hintern Enden der seitlichen Wände.

Bei den ältesten Embryonen konnte man leider in Folge der Entkalkung die Schmelzlage selbst nicht verfolgen, doch ist aus der An-

ordnung des Schmelzepithels in den tiefern Partien der Stachelanlage mit Sicherheit zu schliessen, dass dieselben Verhältnisse herrschen, zumal da auch der Schmelzüberzug an dem fertigen Stachel vollständig den bei den Embryonen gemachten Befunden entspricht.

Verfolgt man nun die weitere Entwicklung der oben erwähnten ersten Dentinablagerung in Gestalt einer dünnwandigen Pyramide, welche noch einige Aehnlichkeit mit den angegebenen Längsschnitten von MARKERT hatte, so findet man bei den ältern Embryonen an der Spitze der Stacheln stets ähnliche Verhältnisse.

Doch schon bei dem nächsten Stadium machen sich in den übrigen Theilen des Stachels Veränderungen bemerkbar, welche zu dem von dem *Acanthias*-Stachel vollständig abweichenden, anders geformten Stachel von *Spinax niger* führen, so dass es unmöglich ist, noch weitere Vergleiche zwischen den beiden Stacheln aufzustellen.

MARKERT ist der Ansicht, dass die vordere und hintere Hartsubstanz — vordere und hintere Dentinwand nach meiner Schilderung — getrennt angelegt werden und eine vollständig andere Beschaffenheit zeigen, dass dies sogar an der Spitze der Stacheln, wo die Hartsubstanzen mit einander verschmolzen sind, immer noch an der verschiedenen Färbbarkeit der Theile zu erkennen ist.

Da ich nun bei der Stachelentwicklung von *Spinax* ähnliche Verhältnisse an den Dentinwänden nicht angetroffen und, wie schon erwähnt, die feinem Structurverhältnisse nicht untersucht habe, so ist es überflüssig, auf die weitere Schilderung MARKERT's einzugehen. Nur muss darauf hingewiesen werden, was schon bei der Schilderung des fertigen Stachels erwähnt wurde, dass auch während der Entwicklung des Stachels von *Spinax* nirgends an dem Kronentheile eine längsfasrige, stark pigmentirte Dentinschicht wahrgenommen ist, vielmehr die Dentinwände im Allgemeinen dieselbe Beschaffenheit zeigen. Aus diesem Grund ist die Verfärbung der ausgebildeten Stachelkrone von *Spinax* allein auf die in der Pulpahöhle liegenden Pigmentzellen zurückzuführen.

Die weitem Veränderungen, welche sich bei der Entwicklung des Stachels gezeigt haben, sind hervorgerufen durch das Auftreten von zwei seitlichen Dentinwänden.

Auf dem seitlichen Längsschnitt Fig. 45 von dem Stachel eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos zeigt sich in dem Bindegewebe vor dem Knorpelstab ein neuer Dentinstab, welcher nach unten der ganzen Länge des Knorpelstabes aufliegt und nach oben sich mit der hintern Wand des Stachels in Verbindung setzt. Auf den Querschnitten trete

die Veränderungen an den Dentinwänden deutlicher hervor als auf den eben geschilderten Längsschnitten. Die vordere Wand des Stachels theilt sich beiderseits ungefähr in der Mitte; von der hintern Wand des Stachels erstrecken sich 2 kurze Dentinzapfen in die Pulpahöhle.

Auf einem tiefern Schnitt sind diese Dentinzapfen mit den Enden des obern Abschnitts der vordern Stachelwand in Verbindung getreten, und man unterscheidet dann 3 von einander getrennte Hohlräume, einen mittlern, in welchen sich der Knorpelstab erstreckt, und 2 seitliche (Fig. 48).

In dem ältesten Stadium zeigen sich in den obern Theilen des Stachels die früher geschilderten Verhältnisse. Auf Fig. 56 erhält man ein der Fig. 48 des vorigen Stadiums sehr ähnliches Bild. Die dort erwähnten 3 Hohlräume sind hier vollständig durch Dentinwände abgeschlossen.

Bei den folgenden Schnitten gehen an den seitlichen Wänden der mittlern Pulpahöhle fortwährend Veränderungen vor sich.

Die Wände biegen sich immer mehr gegen das Innere der Pulpahöhle ein.

Auf Fig. 58 ist die mittlere Pulpahöhle schon in 2 durch einen engen Canal noch in Verbindung stehende Pulpahöhlen getrennt.

Fig. 59 zeigt die hintere Pulpahöhle vollständig verschlossen, während die vordere sich noch in das Verbindungsstück zwischen beiden Höhlen erstreckt.

Wenn man diese letzte Abbildung mit dem Querschliff durch den untern Theil der Krone Fig. 39 vergleicht, so findet man zwischen diesen beiden grosse Aehnlichkeit. Der Theil der vordern Pulpahöhle, welcher sich auf Fig. 59 noch in das Verbindungsstück erstreckt, sowohl wie die seitlichen Pulpahöhlen sind auf dem Querschliff durch Dentinablagerung ausgefüllt.

Auf die Unterschiede der ausgebildeten Stacheln von *Acanthias* und *Spinax* ist bei der Beschreibung des fertigen Stachels von *Spinax* schon hingewiesen worden, und es kann deshalb hier von einer Wiederholung abgesehen werden.

Bezüglich der Frage, welcher der beiden Stacheln die ursprüngliche Form darstellt, stütze ich mich auf eine Angabe JÄKEL's (22). Derselbe bezeichnet als den einfachsten Typus den Flossenstachel von *Cestracion* und weist darauf hin, dass bei allen Spinaciden sich eine Rückbildung des *Cestracion*-identypus vorfindet.

Bei der Gattung *Acanthias* findet man einen gleichen Schmelzüberzug wie bei *Cestracion*, bei *Spinax* hingegen eine beschränkte Schmelzabscheidung.

Somit ist der Schmelzüberzug bei *Spinax* als eine rudimentäre Bildung anzusehen und der ganze Stachel als eine von dem des *Acanthias* abzuleitende Form zu betrachten.

Da nun die beiden Stacheln nicht nur in dem Schmelzüberzug, sondern auch in dem übrigen Bau ein vollständig anderes Verhalten zeigen, so liegt die Frage nahe, ob der Flossenstachel von *Spinax niger*, gleich wie es MARKERT vom *Acanthias*-Stachel nachgewiesen hat, ein echter Hautzahn sei.

Dies ist nun leicht zu beantworten nach dem, was MARKERT in seiner Schlussbetrachtung gesagt hat.

Die Hauptmerkmale, in welchen sich der Flossenstachel von *Acanthias* von einem Zahn unterscheidet, sind die Sonderung in einen „Mantel“ und einen „Stamm“ und weiter die Anwesenheit von Pigment in der Wand der Krone des Stachels. Ausserdem erwähnt er noch einige Unterschiede in den feinem Structurverhältnissen der Hartsubstanzen. Aber trotzdem gelangt MARKERT zu dem Schluss, dass der Stachel von *Acanthias* ein echter Hautzahn ist.

Die beiden oben angeführten Unterschiede, nämlich: Sonderung der Kronenwand in einen „Mantel“ und einen „Stamm“ und die Anwesenheit von Pigment, kommen bei der Beurtheilung des Stachels von *Spinax* in Wegfall.

Somit hat also der Stachel von *Spinax niger* in weit höherem Maasse Aehnlichkeit mit einem Hautzahn als der Stachel von *Acanthias*.

In wie weit nun der Flossenstachel von *Spinax niger* ein den Placoidschuppen und den Mundzähnen homologes Gebilde ist, darauf gehe ich nicht weiter ein, da MARKERT diese Frage ebenfalls für den Stachel des *Acanthias* ausführlich behandelt hat und ich mit seinen Ansichten übereinstimme.

Nach Abschluss meiner Arbeit erschien noch eine Abhandlung über die Stacheln von *Trygon* und *Acanthias* von P. RITTER (45). Im Wesentlichen bestätigt RITTER die schon erwähnten Befunde MARKERT's über die Entwicklung und den Bau des Stachels von *Acanthias*.

Ausserdem werden hier, wie in der Arbeit von MARKERT, die feinem Structurverhältnisse der Hartgewebe des Stachels sehr ausführlich behandelt, welche ich bei meiner Untersuchung gar nicht berücksichtigt habe. Aus diesen Gründen glaube ich auf diese Arbeit nicht weiter eingehen zu brauchen.

Die vorliegende Arbeit wurde in dem Studienjahr 1898/99 im Zoologischen Institut der Universität Tübingen angefertigt.

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN, für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse, sowie für die gütige Ueberlassung des sehr werthvollen Materials meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ferner danke ich dem 1. Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Dr. FICKERT, und Fräulein Dr. Gräfin M. VON LINDEN für die mir gütigst ertheilten Rathschläge.

Literaturverzeichnis.

- 1) ANNEL, GUST., Beiträge zur Kenntniss der zahnbildenden Gewebe des Menschen und der Säugethiere, in: Biolog. Unters., herausg. G. RETZIUS, Stockholm 1892, Jg. 2, p. 33—70.
- 2) BALLOWITZ, E., Das Schmelzorgan der Edendaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachsenen Thier, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 40, 1892, p. 133—156.
- 3) BEARD, J., Morphological studies, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat., 1889, p. 727—752.
- 4) —, Notes on Lampreys and Hags (Myxine), in: Anat. Anz., Jg. 8, 1893, p. 59—60.
- 5) BEHRENDTS, G., Untersuchungen über die Hornzähne der Myxine glutinosa, in: Zool. Anz., 1891, Jg. 14, No. 358, p. 83—87.
- 6) —, Ueber Hornzähne, in: Nov. Act. Acad. Leop.-Carol., V. 58, 1892, No. 6, p. 439—475.
- 7) BENDA, C., Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 20, 1882, p. 246—270.
- 8) BLOCHMANN, F., Zur Epithelfrage bei Cestoden, in: Zool. Anz., 1897, V. 20, p. 460—463.
- 9) v. BRUNN, A., Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln, in: Beitr. z. Anat. Embryol. HENLE dargebracht, Bonn 1882, p. 1—9.
- 10) BÜRGER, O., Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894, p. 440—456.
- 11) CARLSSON, A., Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat., 1894, p. 217—244.
- 12) HANNOVER, A., Om Bygningen og Udviklingen af Skjæl og Piggehos Brusfisk, in: Dansk. Vid. Selsk. Skr., V. 5, 1867, 7, p. 483—530.
- 13) CARRIÈRE, J., Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 24, 1885, p. 19—49.

- 14) COHN, TH., Ueber Interzellularbrücken und Kittsubstanz, in: Anat. Hefte, V. 5, 1895, p. 293—331, 332—333.
- 15) v. EBNER, V., Entwicklung der Zähne und Entwicklung der Zahn- gewebe, in: KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, V. 3, p. 100—126, Leipzig 1899.
- 16) FLEMMING, W., Zellsustanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig 1882.
- 17) —, Ueber Interzellularbrücken des Epithels und ihren Inhalt, in: Anat. Hefte, V. 6, 1896.
- 18) HARLESS, E., Ueber den Zahnbau von *Myliobates* und den ver- wandten Rochen *Trikeras*, in: Abh. math.-phys. Classe Akad. Wiss. München V. 5, Abth. 3, 1847, p. 843—876.
- 19) HEINCKE, FR., Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere, in: Z. wiss. Zool., 1873, p. 495—591.
- 20) HERTWIG, O., Ueber Bau u. Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier, in: Jena. Z. Naturw., V. 8, 1874, p. 331—404.
- 21) HERXHEIMER, K., Ueber eigenthümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel gewisser Schleimhäute des Menschen, in: Arch. Der- matol. Syph., V. 21, 1889, p. 645—656.
- 22) JÄKEL, O., Ueber Flossenstacheln oder Ichthyodorulithen im Allge- meinen, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1890, p. 119—131.
- 23) JACOBY, M., Die Hornzähne der Cyclostomen nach Untersuchungen an *Myxine glutinosa*, *Petromyzon fluviatilis* und *marinus*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894, p. 117—148.
- 24) JOHANN, L., Ueber eigenthümliche Gebilde (Leuchtorgane) bei *Spinax niger*, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1899, p. 137—160.
- 25) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Ge- schichte der Hartsustanzgewebe, in: Morph. Jahrb., V. 16, 1890, p. 209—258.
- 26) KROMAYER, E., Ueber die Deutung der von HERXHEIMER im Epithel beschriebenen Fasern, in: Arch. Dermatol. Syph., V. 22, 1890, p. 87—97.
- 27) —, Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Be- merkungen über den normalen Verhornungsprocess und die Structur der Stachelzellen, *ibid.* p. 557—607.
- 28) —, Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 39, 1892, p. 141—150.
- 29) LANGERHANS, P., Ueber die Haut der Larve von *Salamandra macu- losa*, *ibid.* V. 9, 1873, p. 745—752.
- 30) LEYDIG, F., Ueber die Haut einiger Süßwasserfische, in: Z. wiss. Zool., V. 3, 1851, p. 1—12.
- 31) —, Ueber die äussere Bedeckung der Reptilien und Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 9, 1873, p. 753—794, und V. 12, 1876, p. 119—242.
- 32) —, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Rep- tilien, Berlin 1853.
- 33) —, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungs- geschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.

- 34) LIST, J. H., Ueber Wanderzellen im Epithel, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 25, 1885, p. 264—268.
 - 35) —, Zur Morphologie wandernder Leukocyten, ibid. V. 28, 1886, p. 251—256.
 - 36) MARKERT, F., Die Flossenstacheln von Acanthias, ein Beitrag zur Kenntniss der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1896, p. 665—722.
 - 37) MAYER, P., Die unpaaren Flossen der Selachier, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 5, 1886, p. 217—285.
 - 38) MAYER, S., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels, in: Lotos, Jahrb. Naturw. Prag, 1883.
 - 39) MEYER, H., Ueber den Bau der Haut von Dasypus und der Stacheln von Raja, in: Mitth. naturf. Ges. Zürich, 1849, V. 1.
 - 40) MITROPHANOW, Ueber Intercellularlücken und -brücken im Epithel, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885, p. 302—309.
 - 41) PAULICKI, Ueber die Haut des Axolotls, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 24, 1885, p. 120—173.
 - 42) PEREMESCHKO, P., Ueber die Theilung der thierischen Zelle, ibid. V. 16, 1879, p. 437—457.
 - 43) PFITZNER, W., Die LEYDIG'schen Zellen in der Epidermis von Salamandra maculosa, Inaug.-Diss. Kiel 1879.
 - 44) —, Die Epidermis der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 6, 1880, p. 469—526.
 - 45) RITTER, P., Beiträge zur Kenntniss der Stacheln von Trygon und Acanthias, Inaug.-Dissert. Rostock 1900.
 - 46) SCHUBERG, A., Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulostomum nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei Plattwürmern, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1899, p. 1—15.
 - 47) SCHULTZE, M., Die Stachel- und Riffzellen der tiefern Schicht der Epidermis dicker Pflasterepithelien und der Epithelialkrebse, in: Arch. path. Anat., V. 30, 1864, p. 260—262.
 - 48) SCHULZE, F. E., Ueber die Verbindungen der Epithelzellen unter einander, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1896, p. 459—471.
 - 49) —, Epithel und Drüsenzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 3, 1867, p. 173—203.
 - 50) WALDEYER, W., Bau und Entwicklung der Zähne, in: STRICKER, Handbuch der Lehre von den Geweben, Leipzig 1871, V. 1, p. 333—354.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 38—40.

<i>ba.Ep</i> normale basale Epithelschicht	<i>Ph</i> hintere Pulpahöhle des Stachels
<i>Bdg</i> Bindegewebe	<i>Pi</i> Pigment
<i>Blg</i> Blutgefässe	<i>Pm</i> mittlere Pulpahöhle des Stachels
<i>C.Z</i> hohe cylindrische Zellen	<i>Ps</i> seitliche " " "
<i>D</i> Dentin	<i>Pv</i> vordere " " "
<i>Dr</i> Dentinröhrchen	<i>S</i> Schmelz
<i>Ep</i> normales Epithel	<i>S.E</i> Schmelzepithel
<i>Ep.Z</i> normale Epithelzellen	<i>S.O</i> Schmelzorgan
<i>F</i> Fasern im Protoplasma	<i>S.K</i> Schutzkappe des Stachels
<i>F.Z</i> Faserzüge im Protoplasma	<i>v.Z</i> verzweigte Zellen
<i>I.B</i> Interzellularbrücken	<i>W.Z</i> Wanderzellen
<i>I.R</i> Interzellularräume	<i>Za</i> äussere Zone des Schutzkappen-
<i>K</i> Kern	gewebes
<i>Kn</i> Knorpelstab, der sich in die	<i>Zi</i> innere Zone des Schutzkappen-
Pulpahöhle erstreckt	gewebes
<i>Kn.F</i> Flossenknorpel	<i>Zm</i> mittlere Zone des Schutzkappen-
<i>L.Z</i> LEYDIG'sche Zellen	gewebes
<i>P</i> Pulpahöhle des Stachels	

Tafel 38.

Fig. 1. Hintere Schutzkappe von einem $5\frac{1}{2}$ cm langen Embryo von *Spinax niger*, in natürlicher Grösse.

Fig. 2. Hintere Schutzkappe von einem $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryo, in natürlicher Grösse.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch die stecknadelkopfstärke Erhebung vor der hintern Rückenflosse eines $3\frac{1}{2}$ cm langen Embryos von *Spinax*. 925/1. *ba C.Ep* normale basale Cylinderepithelschicht, *ba Ep* normale basale Epithelschicht.

Fig. 4. Einige Schmelzepithelzellen der Fig. 43 mit den aufliegenden Zellen der innern und einigen der mittlern Zone. 730/1.

Fig. 5. Einige verzweigte Zellen aus der Mitte der mittlern Zone von Fig. 46, einem Querschnitt durch die Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. 925/1.

Fig. 6. Einige Zellen aus dem obersten Theil der Schutzkappe von einem $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryo, wo der Querschnitt des Stachels noch nicht auf dem Schnitt zu sehen ist. 730/1. *ho* durch Conservirung entstandener Hohlraum.

Fig. 7. Uebergangsstelle des Flossenepithels in das Gewebe der Schutzkappe von einem $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryo. Die gezeichnete Stelle ist auf Fig. 46 angedeutet; *ba Ep* normale basale Epithelschicht.

Fig. 8. Stelle aus der äussern Zone der Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos; *A* die nach dem Rand der Schutzkappe hin gelegene Seite, *J* die nach der Stachelanlage hin gelegene Seite. 730/1.

Fig. 9. Embryo von *Spinax niger*, ältestes Stadium in natürlicher Grösse; *v* vordere, *h* hintere Schutzkappe des Flossenstachels.

Fig. 10. Zellen aus dem obersten Theil der Schutzkappe, hier ist auf dem Querschnitt noch nichts von der Stachelanlage zu sehen. 730/1.

Fig. 11 u. 12. Ein Theil des vor der Stachelanlage auf dem Querschnitt Fig. 52 abgebildeten Gewebes bei stärkerer Vergrösserung. 730/1. Fig. 11 veränderte Schmelzepithelien mit der innern und mittlern Zone der Schutzkappe, Fig. 12 äussere Zone der Schutzkappe; *A* nach dem Rand der Schutzkappe hin gelegene Seite, *J* nach der Mitte der Schutzkappe hin gelegene Seite.

Fig. 13. Einige verzweigte Zellen aus der Mitte des Gewebes neben der Stachelanlage von dem Querschnitt Fig. 55. 925/1.

Fig. 14. Einige Zellen aus der äussern Zone von dem Querschnitt Fig. 55. 925/1. *P.Str* Protoplasmastrang.

Fig. 15. Einige hohe cylindrische Zellen, welche auf den Querschnitten des ältesten Stadiums die schmalen, mit Bindegewebe erfüllten Hohlräume umschliessen. Ausser einigen ausgebildeten LEYDIG'schen Zellen findet man auf der einen Seite in den meisten Zellen Vacuolen (*V*), welche den Beginn der Umwandlung dieser Zellen zu LEYDIG'schen Zellen andeuten. 730/1. *G* netzförmiges Gerinnsel in den LEYDIG'schen Zellen.

Fig. 16. Eine Stelle normalen Epithelgewebes von einem Querschnitt aus der Basis der Schutzkappe des ältesten Stadiums mit LEYDIG'schen Zellen. 730/1. *A* äusserer Rand der Schutzkappe, *J* innerer Rand, der an das die Stachelanlage umschliessende Bindegewebe stösst, *G* netzförmiges Gerinnsel in den LEYDIG'schen Zellen.

Fig. 17. Eine LEYDIG'sche Zelle aus der äussern Zone der Schutzkappe, welche vollständig mit Secret angefüllt ist. Der Kern liegt peripher. 730/1.

Fig. 18 u. 19. LEYDIG'sche Zellen, in deren Secret sich Vacuolen (*V*) zeigen. 730/1.

Fig. 20 u. 21. LEYDIG'sche Zellen, wo sich der Inhalt von der Zellmembran (*m*) in Folge der Conservirung nach innen zusammengezogen hat. Diese Zellen stammen aus der äussern Zone der Schutzkappe. 730/1.

Fig. 22. LEYDIG'sche Zellen aus der äussern Zone der Schutzkappe mit den umliegenden Epithelzellen. 730/1.

Fig. 23 u. 24. LEYDIG'sche Zellen aus dem verzweigten Gewebe; von der Zellmembran *m* gehen zu den benachbarten verzweigten Zellen Fortsätze ab. 730/1. *G* netzförmiges Gerinnsel in den LEYDIG'schen Zellen.

Tafel 39.

Fig. 25. Wanderzellen innerhalb des aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebes. Eine der verzweigten Zellen zeigt im Protoplasma Vacuolen (*V*). 730/1

Fig. 26—29. Verschieden geformte Wanderzellen. 730/1.

Fig. 30. Wanderzellen mit 7 Kernen. 730/1.

Fig. 31. Wanderzelle auf der Grenze vom Epithel zum Bindegewebe; eine zweite Wanderzelle liegt noch im Bindegewebe. 730/1.

Fig. 32. Eine Wanderzelle innerhalb des Bindegewebes, eine andere oberhalb der basalen Epithelschicht. 730/1.

Fig. 33 u. 34. In Zerfall begriffene Wanderzellen aus der äussern Zone der Schutzkappe. 730/1.

Fig. 35 u. 36. Fig. 35 vorderer und hinterer, (Fig. 36) ausgebildeter Flossenstachel im Zusammenhang mit dem Flossenknorpel und der Flosse von einem 34 cm langen *Spinax niger*. Unterhalb des Stachels und des Flossenknorpels ist die Wirbelsäule (*W*) angedeutet. Natürliche Grösse. *Kr* Kronentheil des Stachels, *W* Wurzeltheil des Stachels.

Fig. 37. Frei gelegter hinterer Flossenstachel. Von dem Wurzeltheil ist nur die obere Partie abgebildet. 3/1. *v.R* vorderer Rand, *h.R* hinterer Rand des Kronentheils.

Fig. 38. Querschliff durch den obern Theil des Kronentheils des Stachels. Der Schmelz ist an dem vordern Rand abgesprungen. 60/1.

Fig. 39. Querschliff durch die untere Partie des Kronentheils. An den hintern seitlichen Kanten ist sowohl der Schmelz, wie Theile der Dentinwand abgesprungen. An dem vordern Rand des Stachels ist an der linken Seite ebenfalls Schmelz und Dentin abgesprungen. 60/1.

Fig. 40. Medianer Sagittalschnitt durch die Stachelanlage und die Schutzkappe eines $5\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. 32/1.

Fig. 41—43. Die Querschnitte durch die Stachelanlage und die Schutzkappe eines $5\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. Fig. 41: 60/1; Fig. 42: 305/1; Fig. 43: 142/1. *ho* durch die Conservirung entstandener Hohlraum.

Fig. 44. Medianer Sagittalschnitt durch die Stachelanlage und die Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. 32/1. *pr* prächondrales Gewebe an der Spitze des Knorpelstabes.

Fig. 45. Lateraler Sagittalschnitt durch die Stachelanlage und die Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos; *ho* durch die Conservirung entstandener Hohlraum. 32/1.

Tafel 40.

Fig. 46—49. Querschnitte durch die Stachelanlage und die Schutzkappe eines $7\frac{1}{2}$ cm langen Embryos; die auf Fig. 47 mit * bezeichneten Stellen zeigen die Trennungsstellen des Schmelzepithels. Fig. 46

60/1; Fig. 47—49: 142/1. *pr* prächondrales Gewebe an der Spitze des Knorpelstabes.

Fig. 50. Medianer Sagittalschnitt durch die Stachelanlage und die dieser unmittelbar anliegenden Gewebstheile von einem $11\frac{1}{2}$ cm langen Embryo. 70/1.

Fig. 51. Lateraler Sagittalschnitt durch die Stachelanlage eines $11\frac{1}{2}$ cm langen Embryos. 37/1.

Fig. 52, 55—59. Querschnitte durch die Stachelanlage und die Schutzkappe von einem $11\frac{1}{2}$ cm langen Embryo. Die auf Fig. 58 mit einem † bezeichneten Stellen zeigen die letzten Reste des aus verzweigten Zellen bestehenden Gewebes in der Schutzkappe. 60/1.

Fig. 53 u. 54. Das der hintern Wand des Stachels anliegende Gewebe in zwei verschiedenen Stadien, um die Entstehung der beiden auf Fig. 55 dargestellten, von den hohen cylindrischen Zellen eingeschlossenen Hohlräume an der hintern Seite des Stachels zu zeigen. 142/1.

*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Sehorgane der Seesterne.

Von

Wilhelm Pfeffer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Hierzu Tafel 41.

Die Sehorgane der Seesterne wurden schon am Anfang des 19. Jahrhunderts entdeckt und als solche erkannt. Sie machen sich bei einigermaassen genauer Betrachtung der meisten lebenden Seesterne vermöge ihrer lebhaften rothen Färbung leicht bemerklich. Genauere Untersuchungen über den feinern Bau und die Function dieser Organe sind jedoch jüngern Datums; sie folgten der Vervollkommnung der optischen Apparate und der mikroskopischen Technik. Dass im Laufe dieser Untersuchungen, die sich auf ca. 3 Jahrzehnte ausdehnen, eine Reihe von Meinungsverschiedenheiten entstanden, lässt sich leicht denken, und so bot sich für erneute histologische Untersuchungen ein günstiges Arbeitsfeld dar.

Von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN auf dieses Gebiet aufmerksam gemacht, beschäftigte ich mich mit der Untersuchung der Sehorgane einiger Seesternarten; im Folgenden werde ich die Ergebnisse derselben darlegen.

Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN möchte ich an dieser Stelle für das grosse Wohlwollen, das er den Untersuchungen entgegengebracht, sowie für die Rathschläge, mit denen er mir an die Hand ging, meinen innigsten Dank aussprechen.

Zugleich sei es mir gestattet, Herrn Privatdocent Dr. HESSE meinen herzlichen Dank zu sagen für das Interesse, das er für meine Arbeit gezeigt hat.

Das Material, welches mir bei meinen Untersuchungen zur Verfügung stand, verdanke ich zum grossen Theil Herrn Prof. Dr. BLOCH-MANN, der es an der norwegischen Küste gesammelt und in Sublimat conservirt hatte. Es sind die folgenden Arten:

<i>Asterias glacialis</i> MÜLL.	<i>Astropecten aurantiacus</i> L.
<i>Asterias rubens</i> L.	<i>Astropecten mülleri</i> M. T.
<i>Asterias mülleri</i> SARS	<i>Astropsis pulvillus</i> MÜLL.
<i>Echinaster sepositus</i> M. T.	<i>Pteraster militaris</i> M. T.
<i>Astrogonium granulare</i> R.	<i>Solaster papposus</i> M. T.

Herr Dr. HESSE conservirte in Neapel die Armspitzen von:

<i>Asterias glacialis</i> MÜLL.
<i>Echinaster sepositus</i> M. T.
<i>Astropecten aurantiacus</i> L.

In Rovigno, wo ich zwecks weiterer Untersuchungen während eines Monats weilte, conservirte ich selbst noch:

<i>Asterias tenuispina</i> LAM.	<i>Astropecten pentacanthus</i> M. T.
<i>Astropecten bispinosus</i> OTTO	<i>Asterina gibbosa</i> FORB.
<i>Palmipes membranaceus</i> AG.	

theils in Sublimat, theils in Sublimat-Essigsäure.

Aus Neapel endlich erhielt ich *Luidia ciliaris* GR. in Sublimat-Essigsäure fixirt, sowie *Asterias glacialis* in starker FLEMMING'scher Lösung.

Die Entkalkung der Armspitzen wurde mit $\frac{1}{2}$ -proc. Salzsäure vorgenommen. Nach derselben konnte in Paraffin eingebettet werden, worauf sich mit Leichtigkeit Schnittserien erhalten liessen.

Die Dicke der Schnitte betrug 3 und 5 μ , letztere genügte aber vollständig für alle Untersuchungen.

Die Färbung mit Eisenammoniakalaun-Hämatoxylin-Bordeaux R (HEIDENHAIN) lieferte die besten Resultate; einige andere Färbemethoden, die ich noch zur Anwendung brachte, gaben mir über gewisse Punkte weitere Aufklärung.

Die Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat angelegt und dann weiter ausgeführt worden. Fig. 1 und 2 verdanke ich Herrn Dr. HESSE, der sie in Neapel anfertigte.

Bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, will ich eine Uebersicht der sich mit diesem Gegenstand beschäftigenden Arbeiten geben.

Durch seine lebhaftige Färbung fiel das Augenpolster der Seesterne schon ältern Beobachtern auf. VAHL bildet dasselbe 1780 in

O. F. MÜLLER's *Zoologica danica* von *Pteraster militaris* ab, er erwähnt aber nicht, dass er es für das Sehorgan der Seesterne halte.

EHRENBERG (1834) schreibt: „An allen Spitzen der 5 Arme beim lebenden *Asterias rubens* sah ich auf der Bauchseite einen schön rothen, scharf umschriebenen Punkt, und die Art, wie die lebenden Thiere diese Spitze beim Kriechen zurückgebogen tragen, liess mich sogleich kaum zweifeln, dass ich nicht wahre Augen aufgefunden hätte.“ Eine genauere Beschreibung fehlt jedoch; er giebt nur an, dass das Auge auf einer kleinen Verdickung des Nerven, also unmittelbar auf dem Ganglion sitze.

Wenige Jahre später giebt VOLKMANN (1837) eine Notiz über die von EHRENBERG entdeckten Augen an der Hand von Abbildungen. Der Augenpunkt, wie er ihn nennt, besteht danach aus zarten Längsfasern und besitzt einzelne Flecken, die durch rothes Pigment hervorgebracht werden.

Nach VOLKMANN hat es HAECKEL (1860) unternommen, in die Histologie des Augenflecks weiter einzudringen. Er bestätigte das Ergebniss der Forschungen VOLKMANN's, wonach der Augenfleck aus Einzelaugen besteht. Er sah das Seesternaugen an als „zusammengesetztes Auge, wie das der Gliederthiere“. Nach seinen Darstellungen erscheint jedes Auge als ein rother Pigmentkegel, in dessen unmittelbar unter der Cuticula liegender Basis eine kuglige, glashelle, structurlose Linse eingebettet ist. Histologisch unterscheidet er am Augenzwischenstück eine innere, homogene Schicht, die ganglienartige Anschwellung des Nervus opticus, und eine äussere Schicht, bestehend aus Bindegewebe, in der die Einzelaugen sitzen. HAECKEL redet weiter noch von einem Irisring, welcher durch die umgebenden Zellen gebildet werden soll. Seine Untersuchungen beziehen sich auf die 3 Arten: *Astropecten aurantiacus*, *Asterias glacialis* und *Asterina gibbosa*.

WILSON (1860) schliesst sich den Ansichten von HAECKEL an, auf Grund von Untersuchungen, die er an *Crossaster papposus*, *Cribrella oculata* und *Asterias glacialis* anstellte. Er macht auch Angaben über die Reactionen, welche das Pigment der Retinazellen bei Behandlung mit Salpetersäure giebt.

Gegen die Ansicht HAECKEL's und WILSON's, als ob in dem Einzelaugen eine kuglige Linse vorhanden sei, wandte sich bald METTENHEIMER (1860), der eine Abhandlung über den violetten Seestern schrieb. Er giebt darin an, dass, wenn man die einzelnen Theile des Pigments aus einander presst, ungefärbte Stellen zum Vorschein kommen. Dieser helle Kern der Pigmentflecke bestehe aus runden,

klaren Zellen und Myelintropfen. Weiter giebt er an, dass man ohne Schwierigkeit feine Fasern aus der Tiefe aufsteigen sehe, die sich, je näher dem Pigmentkegel, desto mehr mit Farbstoff belegen und sich zuletzt in den Fleck einsenken. Diese Fasern erklärt er für die Elemente des Sehnerven.

JOURDAIN (1865) beschäftigt sich besonders mit dem physiologischen Werth des Seesternauges. Wichtig ist, dass er von einem lichtbrechenden Körper redet. Bei 300facher Vergrösserung sieht man die Einsenkungen in der Form eines Fingerhuts mit einem gelatinösen Stoff erfüllt, der über die Oberfläche der Augenpapille leicht vorspringt und mit einer convexen Partie abschliesst, ähnlich der Cornea höherer Thiere.

GREEFF und HOFFMANN (1872) geben ihre Befunde über die histologische Beschaffenheit des Augenpolsters folgendermaassen an: Auf eine glashelle Cuticula folgt ein Plattenepithel. Darunter liegt eine Parenchymschicht, in der die Sehorgane eingebettet liegen. Die Pigmentkegel, welche die Sehorgane ausmachen, sind von einer glashellen, gallertigen Substanz erfüllt, welche bei Druck nach aussen hervorquillt und die von HAECKEL als kuglige Linse angesehen wurde. Die Zellen, welche den Pigmentkegel begrenzen, sind von feinkörnigem Pigment erfüllt; der proximale Theil dieser Zellen zieht sich in einen Fortsatz aus, der als Nervenfaser angesehen werden muss. Bei Behandlung mit Osmiumsäure erscheint nach HOFFMANN die glashelle Substanz in den Kegeln nicht mehr homogen, sondern aus kleinen kernhaltigen Körperchen zusammengesetzt, die schichtenweise über einander liegen. Beide geben noch an, dass das Augenparenchym sehr reich sei an Nervelementen, ja dass es zum grossen Theil daraus bestehe.

LANGE (1876) leugnet das bis dahin beschriebene Plattenepithel. Er erkennt weiter richtig, dass in dem Augenpolster sich ausserordentlich lang gestreckte Zellen finden, deren äusserer protoplasmatischer Theil sich besonders färbe. Diese lang gestreckten Zellen sollen nach seiner Angabe innen in ein gegabeltes Stäbchen endigen, aussen mit ihren Köpfchen an die Cuticula stossen. Weiter schreibt er jedoch: „Es ist nicht ausgeschlossen, dass Nervelemente zwischen und an diese Zellen herantreten, sondern wahrscheinlich, da das Integument auf einer Ganglienmasse ruht und Sinnesorganen zum Bette dient“. Auf den Zellen, welche den Pigmenttrichter einsäumen, beschreibt LANGE einen hellen, stark lichtbrechenden Körper in Gestalt eines kleinen Stabes. Er bezeichnet ferner das Auge des Seesterns als ein rein

epitheliales Gebilde, als eine kegelförmige Einstülpung der Haut. Die Höhle der Pigmentkegel wird nicht durch die Cuticula geschlossen, sondern durch ein unter dieser befindliches Gebilde, bestehend aus langen Stabzellen, welche an ihrem Kopf durchsichtige, plattenartige Fortsätze tragen. Die Fortsätze schieben sich wahrscheinlich von allen Seiten zwischen Cuticula und Basis des Hohlkegels, welchen sie dergestalt schliessen.

TEUSCHER (1876) unterscheidet an dem Augenpolster 3 Schichten: 1) eine Bindegewebsschicht, 2) eine eigentliche Nervenschicht und 3) eine Hautschicht.

Seine Darstellungen bezüglich der Stützzellen stimmen mit denen LANGE's fast überein. Er lässt dieselben von der Bindegewebsschicht bis zur Cuticula reichen. Auf Längsschnitten durch das Augenpolster sieht er Längsfaserlagen deutlich hervortreten. Sie bilden Bündel, die aus unendlich feinen Fasern zusammengesetzt sind. Sie machen für TEUSCHER einen wesentlichen Theil des Nervenstrangs aus. Nach aussen zu sieht er eine Lage von ovalen, blassen Zellen mit deutlichen Kernen, die er mit HOFFMANN für Ganglienzellen hält; einen Zusammenhang mit den Fasern zu constatiren, gelang ihm jedoch nicht. Weiter findet er noch Querfasern, die den Stützzellen entsprechen, feine Fasern, die er als Hautzellen beschreibt.

HAMANN (1883) führt uns in der Erkenntniss der Histologie des Augenpolsters einen Schritt weiter. Er geht aus von der histologischen Beschaffenheit des Fühlers. Dort reichen die Stützzellen von der Cuticula bis zur Bindegewebsschicht. Viele der am distalen Ende des Fühlers befindlichen Epithelzellen setzen sich in feine Fibrillen fort, welche die Nervenfaserschicht bilden helfen; er nennt sie Epithelsinneszellen. Ueber den Hohlraum des kegelförmigen Einzelauges setzt sich die Cuticula fort. Jede der Pigmentzellen, welche die Wand des Augenkegels bilden, verlängert sich in eine Fibrille, welche alle Eigenschaften von Nervenfasern hat, letztere verlaufen in der Nervenschicht. Dazwischen finden sich Stützzellen, deren Ausläufer die Nervenschicht durchsetzen und auf der Bindegewebsschicht inseriren.

Als drittes Element im Augenpolster treten pigmentlose Epithelsinneszellen auf, deren proximales Ende nach Analogie mit denen des Fühlers sich in der Nervenschicht verliert. Die Cuticula, welche die Basis des Hohlkegels bildet, ist nach seiner Ansicht als Cornea zu deuten. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf die beiden Arten *Asterias rubens* und *Solaster papposus*.

CUÉNOT (1888), der hauptsächlich *Asterias glacialis* und *Luidia ciliaris* untersuchte, stimmt mit HAMANN und den vorhergehenden Autoren in mehreren Punkten nicht überein. Er schreibt: „On voit que les godets pigmentaires sont légèrement creux, et ne renferment aucune lentille ni conformation réfractante quelconque. La cuticule qui revêt le cordon nerveux radial, descend jusque dans les godets oculaires qu'elle revêt complètement. Le pigment formé de granulations d'un rouge vif occupe la partie supérieure et élargie de la cellule. Le reste de la cellule se réduit à un filament extrêmement fin et délicat plus ou moins long, suivant la place où on l'observe, qui se termine par une extrémité un peu renflée sur le tissu conjonctif sousjacent. La cellule porte à sa surface la couche cuticulaire, qui la protège; ces plateaux ont souvent une apparence bizarre, ils semblent fichés obliquement sur les cellules.“ Beim Zerzupfen will sie CUÉNOT in vollkommenem Zusammenhang mit der Cuticula der sie umgebenden, nicht pigmentirten Zellen gesehen haben. Zwischen den Augengruben sitzen gewöhnliche Faserzellen, die weniger zart sind als die Sehzellen. Die Nervenschicht soll nicht mehr Ganglienzellen enthalten als der übrige Radialstrang, auch soll sie nicht so dicht sein wie in diesem. Die Fibrillen der Nervenschicht bilden eine Masse von granulirter Substanz, sie verlaufen nicht parallel, sondern anastomosiren beständig, so dass sie einen grob fibrillären Plexus bilden.

VOGT u. YUNG (1888) lassen die Cuticula in Uebereinstimmung mit den meisten Forschern über die Augenkegel geschlossen wegziehen. Die conische Höhlung ist nach ihnen mit gelatinöser Flüssigkeit erfüllt, welche durch Reagentien gerinnt. Die Wände der Höhle sind mit radienförmig gestellten Zellen ausgekleidet, deren gegen die Höhle gerichtetes Ende allein durchsichtig ist und eine sehr feine, steife Borste trägt, die in die Flüssigkeit eintaucht.

Weiter beschäftigte sich WATASE (1890) mit dem Studium der Seesternaugen. Er vergleicht das Sehorgan mit dem zusammengesetzten Auge der Arthropoden. Danach bilden die cuticularen Secretionen der Retinazellen zusammen mit der farblosen flüssigen Substanz einen durchsichtigen Körper im Centrum jeder Augengrube oder Ommatidiums. Die dünne, äussere cuticulare Bedeckung des Auges entspricht der Cornea und die cuticulare Abscheidung an dem distalen Ende der Retinazellen, welche die Wände des Augenflecks bilden, dem Krystallkegel und dem Rhabdom der zusammengesetzten Augen der Arthropoden. Er sagt zum Schluss: „Im Ganzen ist die

morphologische Anordnung der Theile des zusammengesetzten Auges der Seesterne schlagend ähnlich denen eines Arthropodenauges.“

LANG (1894) bildet in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere die Augen der Seesterne ab, ganz ähnlich wie CUÉNOT, indem er die Cuticula nicht über den Augenkegel wegziehen, sondern ihn auskleiden lässt.

LUDWIG (1894) giebt in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs eine Zusammenfassung und Kritik der bis jetzt diesen Gegenstand behandelnden Arbeiten.

Durch diesen Ueberblick über die bisher erschienene Literatur tritt die Thatsache klar vor Augen, dass die Autoren in vielen Fragen keineswegs übereinstimmen, dass also weitere Forschungen zur Entscheidung der fraglichen Punkte nöthig sind.

Die Punkte, über welche die Meinungen aus einander gehen, sind kurz folgende:

CUÉNOT und LANG behaupten, dass die Cuticula nicht über die Augengruben wegziehe, sondern sich in dieselben einsenke und sie auskleide, während sämmtliche andere Forscher die Cuticula über die Augengrube wegstreichen lassen. Da aus meinen Untersuchungen hervorgeht, dass die Cuticula sich nicht in die Augengrube einsenkt, so entsteht die Frage: wie wird die Cuticula, welche die Oeffnung des Einzelauges verschliesst, gebildet? Weiter bedarf das Verhalten der Sehzellen und des ihm aufsitzenden Stäbchens der Aufklärung. Hat es ferner mit den Epithelsinneszellen HAMANN's seine Richtigkeit?

Im Folgenden gehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen über.

Es mag zweckmässig sein, zuerst eine genaue Schilderung der Lage und Histologie des Augenpolsters zu geben, hieran möge sich anschliessen die Beschreibung der drei Hauptgruppen von Sehorganen, welche sich bei der Untersuchung der verschiedenen Seesternarten ergaben; weiter werde ich auf die Verhältnisse des Pigments, sowie auf die angestellten physiologischen Versuche eingehen und zum Schluss endlich noch einige allgemeine Betrachtungen anknüpfen.

Der Radialnerv durchzieht den Arm des Seesterns bis nahe der Spitze, wo er stark anschwillt und so den lichtempfindenden Organen zum Bette dient. Ein in Bewegung befindlicher Seestern trägt die Spitze des Arms nach der Rückenfläche zu emporgehoben, während dies gewöhnlich nicht der Fall ist. Der Fühler, welcher das blinde Ende des in jedem Arm verlaufenden Wassergefässcanals darstellt,

wird in dieser Stellung prall mit Wasser gefüllt und verlängert sich so, dass er die zu seinem Schutz über ihn und das Augenpolster gewölbte Terminalplatte überragt und als Tastorgan functionirt.

Für die lichtempfindenden Organe, welche an der Basis des Fühlers liegen, ist diese Stellung der Armspitze bei der Bewegung von grosser Wichtigkeit, weil in dieser Lage das Licht, welches aus der Bewegungsrichtung kommt, am besten auf dieselben einwirken kann. Wie oben bemerkt, war es eben die Stellung des Augenpolsters bei der Bewegung, welche EHRENBURG veranlasste, in diesem Theil des Radialnerven ein Sehorgan zu erblicken. Zur genauen Orientirung über die Lage des Augenpolsters dient ein Schnitt, der durch die Armspitze parallel der Medianlinie des Strahls gelegt ist, also ein Radialschnitt, wie ihn Fig. 3 zeigt. Man sieht, wie sich das Epithel des Radialnerven auch auf das Augenpolster fortsetzt, nur dass seine Elemente grösser werden; ferner dass es an der Oberfläche des Fühlers seine Endausbreitung besitzt. Der letztere ist in Fig. 3 stark contrahirt, so dass er von der terminalen Kalkplatte ganz überragt wird. Auf dem Augenpolster, das sich an den Fühler anschliesst, kann man in der Abbildung eine Anzahl von Längsschnitten durch Augenkegel bemerken.

Diese beiden wichtigen Organe, Fühler und Augenpolster, bedürfen eines wirksamen Schutzes bei ihrer ausgesetzten Lage an der Spitze der Arme. Als die wirksamsten Schutzorgane sind Stacheln und Dornen zu bezeichnen, welche den Adambulacralplatten sowie der Terminalplatte aufsitzen. Bei contrahirter Ambulacralrinne überdecken dieselben schützend den Fühler sowie das Augenpolster, während sie bei der Bewegung denselben aufrecht zur Seite stehen.

In zweiter Linie kommen auch die am weitesten distalwärts gelegenen Ambulacralfüsschen in Betracht. Diese zeichnen sich bekanntlich auch bei den Arten, deren Füsschen im Allgemeinen eine Saugscheibe besitzen, dadurch aus, dass ihnen eine solche fehlt und dass sie conisch zugespitzt erscheinen. Diese von HAMANN als Tastorgane bezeichneten Füsschen können sich ebenfalls über Fühler und Augenbulbus legen und so als Schutzorgane dienen.

Bevor ich auf die Beschreibung der Elemente des Augenpolsters eingehe, will ich die einfachen Verhältnisse, wie sie sich beim Radialnerven darbieten, vorausschicken. Am besten orientirt man sich an einem Querschnitt durch einen der Arme. Das Querschnittsbild des Radialnerven ist V förmig. Das Epithel desselben besteht aus langen Zellen, welche den Raum zwischen Bindegewebsschicht und Cuticula

durchsetzen, wobei sie auf der Basalmembran senkrecht stehen. Diese lang gestreckten, palissadenförmigen Zellen sind in der Literatur mit dem Namen Stützzellen bezeichnet worden. In ihrem peripheren Theil enthält jede dieser Epithelzellen einen länglichen, mit deutlichen Kernkörperchen versehenen Kern. Das innere Ende dieser Zellen verdünnt sich zu einem fadenförmigen Fortsatz, welcher sich an seiner Ansatzstelle auf der Basalmembran oft etwas zu einer Basalplatte verbreitert. Der Theil der Stützzelle, welcher der Cuticula anliegt, verbreitert sich stark, wie die Figg. 4 und 5 deutlich zeigen. Jede Stützzelle enthält in ihrem Innern eine dicke Faser, die man dank ihrer starken Färbung durch die ganze Zelle verfolgen kann.

Betrachtet man einen Tangentialschnitt des Radialnerven, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 12 bei * dargestellt ist, nämlich eine Reihe von Polygonen, welche in der Mitte einen dunklern Punkt enthalten, die Querschnitte der eigentlichen Stützfasern. Das diese Fasern umgebende Protoplasma färbt sich sehr schwach.

Der Radialnerv wird von einer festen, glashellen Cuticula überkleidet, die nach CUÉNOT aus einzelnen Stückchen besteht. Ueber diese ragen kurze, nicht lebhaft schwingende Wimpern empor. Die Dicke der Cuticula schwankt bei den einzelnen Arten sehr, am dicksten fand ich sie bei *Astropecten aurantiacus*.

In den bisherigen Arbeiten wird die Cuticula als homogen geschildert. Bei genauer Betrachtung aber fand ich, dass sie aus 2 Schichten zusammengesetzt ist, einer äussern, homogenen, glashellen und einer innern, welche eine senkrechte Streifung aufweist. Von dem verbreiterten, peripheren Ende der Stützzellen steigen nämlich feine Protoplasmafortsätze nach dem homogenen Theil der Cuticula empor, von dem diese innere Schicht durch eine feine Linie abgegrenzt ist. Auf der andern Seite zeigt diese innere Schicht wiederum eine feine Grenzlinie, welche durch die verbreiterten und zusammengetretenen Enden der Stützzellen entsteht. Diese Schicht, welche also die innere Begrenzung der Cuticula darstellt, wird uns noch weiter beschäftigen.

HAMANN fand zwischen den Stützzellen noch andere, zarte, spindelförmige Zellen, deren innerer Fortsatz sich dadurch auszeichnet, dass er die Faserschicht nicht durchsetzt, sondern sich in der Nervenschicht verliert. Die Kerne sind von denen der Stützzellen dadurch unterschieden, dass sie rund sind, wenig Chromatin enthalten und damit ein helleres Aussehen haben, ferner dass sie grösser sind als jene.

CUÉNOT stellt deren Existenz entschieden in Abrede, ich kann

jedoch in Uebereinstimmung mit HAMANN die Epithelsinneszellen, wie er sie nennt, bestätigen.

Die Faser- oder Nervenschicht, die ich erwähnte, durchzieht den Radialnerven in seiner ganzen Länge. Querschnitte durch denselben zeigen die Faserschicht als sehr feine Pünktchen. Auf gut getroffenen Längsschnitten dagegen erblickt man eine Menge parallel laufender Fasern. CUÉNOT giebt an, dass diese Fasern oder Fibrillen anastomosiren; allerdings rufen schiefe Längsschnitte und auch Querschnitte diesen Eindruck hervor, bei gut getroffenen Längsschnitten fand ich aber keine Anastomosen. In dieser Schicht, die ihren Elementen nach als Nervenfaserschicht bezeichnet wird, finden sich bei starker Vergrösserung sehr kleine Zellen mit rundem oder ovalem Kern und wenig Protoplasma.

LUDWIG bezeichnet sie als bipolare Ganglienzellen, am reichlichsten fand ich sie bei *Astropecten mülleri*. Grosse Ganglienzellen mit Kernen fand HAMANN im Fühler. Fig. 18 giebt eine Abbildung von solchen.

Das Augenpolster, welches ja nur einen Theil des Radialnerven bildet, enthält genau dieselben Elemente, nur mit dem Unterschied, dass die Dimensionen derselben viel grösser sind. Die Stützzellen steigen auch hier von der Bindegewebsschicht senkrecht zur Cuticula empor. Eine Ausnahme ergibt sich dann, wenn tiefere Augenkegel vorhanden sind. Die Stützzellen setzen in diesen Fällen wohl gleichmässig auf der Bindegewebsschicht an, werden aber durch den eingedrunghenen Augenkegel aus einander gebogen, so dass sie denselben wie eine Glocke überdecken. Fig. 17 zeigt diese Verhältnisse. Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass die Stützzellen ursprünglich senkrecht aufstiegen, dass sie aber durch die sich immer mehr vertiefenden Augenkegel aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt wurden; also stehen auch an der Stelle, wo die Augenkegel liegen, mit der Cuticula Zellen in Zusammenhang.

Diesen kommt die wichtige Function der Bildung der Cuticula zu, welche, ohne direct von Zellen unterlagert zu sein, die Oeffnung des Augenkegels nach aussen verschliesst, ferner die Bildung der Linse, welche bei einer Reihe von Seesternarten diesem Theil der Cuticula nach innen zu anliegt.

Die Epithelsinneszellen kommen bei den meisten Arten im Augenpolster nicht gerade reichlich vor, bei andern, wie z. B. bei *Asterias tenuispina*, sind sie in grosser Zahl vorhanden.

Die wichtigsten Elemente des Augenpolsters sind jedoch die Retinazellen oder Sehzellen, welche das Pigment enthalten, durch

dessen Vorhandensein das Augenpolster seine schön rothe Farbe erhält. Diese Retinazellen sind bei den verschiedenen Arten in besonderer Weise angeordnet. Wie aus der oben angeführten Literatur hervorgeht, sprechen alle Autoren von Einzelaugen oder Augenkegeln, welche bei Lupenvergrößerung als rothe Flecke auf dem Augenpolster hervortreten. Diese Beobachtung stimmt auch bei den meisten der von mir untersuchten Arten. Eine Ausnahme bilden jedoch 2 Arten: *Astropecten pentacanthus* und *Astropecten mülleri*. Bei diesen ist das Augenpolster gleichmässig tingirt, nur erscheinen hin und wieder einzelne dunkler gefärbte Flecken, welche Anhäufungen von Retinazellen vorstellen; von Wichtigkeit ist aber die Thatsache, dass bei den beiden letzten Arten auch zwischen den Flecken pigmentirte Retinazellen vorkommen, während dies bei den übrigen Arten nicht der Fall ist. Die Augenkegel oder Augengruben kommen so zu Stande, dass sich die Retinazellen in bestimmter Weise in das Augenpolster einsenken und damit auf gewisse Stellen concentrirt werden. Ich werde im Folgenden für diese Gebilde den Ausdruck Augengruben gebrauchen; um jedoch Missverständnisse zu vermeiden, betone ich, dass sich die Grubenform der Einstülpungen nur auf die Sehzellen, nicht aber auf die Cuticula bezieht, welche letztere vielmehr über die Grube glatt ausgespannt ist.

Die Form der Retinazellen ist sehr verschieden, was sich leicht aus der Thatsache erklärt, dass die einen sich in der Nähe der Oeffnung der Augengrube, andere in der Mitte und wieder andere sich an dem am tiefsten eingesenkten Theil derselben anlegen.

An jeder Retinazelle kann man 3 Theile unterscheiden: 1) den Zelleib, 2) den fadenförmigen proximalen Theil und 3) ein dem Zelleib aufsitzendes Gebilde, das sogenannte Stäbchen.

Der Zelleib enthält den Kern, welcher von den Kernen der Stützzellen durch seine Form unterschieden werden kann. Er hat einen runden Umriss, auch ist er heller, was davon herrührt, dass er wenig Chromatin enthält. Gewöhnlich liegt der Kern in dem Theil der Zelle, an dem der fadenförmige Fortsatz ansetzt. In der Nähe der Spitze des Augenkegels oder der Augengrube liegen die Kerne in 2—3 Schichten, da sie nicht alle neben einander Platz haben. Die Augengrube ist wie von einem Mantel von Zellkernen umgeben, was besonders deutlich hervortritt, wenn man einen Schnitt betrachtet, der der Wand der Augengrube parallel geht und diese Kernschicht trifft. Der Zelleib ist erfüllt von einer grossen Zahl sehr feiner Pigmenttröpfchen, welche perlschnurartig aufgereiht und sehr stark licht-

brechend sind. Auf die Eigenschaften dieses Pigments werde ich erst später eingehen.

An ihrem innern Ende setzt sich jede Retinazelle in eine äusserst feine Faser fort, welche in der Nervenschicht verschwindet. Nach CUÉNOT freilich sollen sich diese Fasern bis zur Basalmembran fortsetzen, was aber sicher nicht der Fall ist, da sich dieses Verhältniss an einem Längsschnitt durch eine Augengrube klar zeigen müsste. Diese Retinazellen sowie die Epithelsinneszellen HAMANN's sind echte Neuroepithelzellen.

Der dritte und wichtigste Theil der Retinazelle liegt an ihrem obern Ende; es ist das Stäbchen, wie es von LANGE benannt wurde; dasselbe ist ein sehr zartes, vergängliches Gebilde, welches stark lichtbrechend ist. Bei der Conservirung mit Sublimat und Sublimat-Essigsäure war es verhältnissmässig gut erhalten; das genaue Studium war aber durch die Thatsache erschwert, dass es sich nur schwach färbt. Es sitzt dem das Pigment enthaltenden Zelleib mit scharfer Begrenzung auf und enthält kein Pigment. Nach CUÉNOT und LANG sitzt jeder Sehzelle eine helle Cuticularplatte auf, die Deckplatte. Sie sehen die Retinazellen nur als pigmentirte Stützzellen an, welche wie alle andern Stützzellen nach ihren Befunden ein Cuticularplättchen absccheiden würden. Diese Untersuchungen setzen aber den Befund voraus, dass die Augengruben offen sind und die Cuticula sich in dieselbe einsenkt, was ich bei keiner Art finden konnte.

Die Form dieser Stäbchen ist die eines Cylinders, der in der Mitte etwas eingeschnürt ist. Oft findet man, dass die ins Innere der Augengrube hinein ragenden Stäbchen mit ihren distalen Enden sich an einander legen, was auch wohl im frischen Zustand der Fall sein wird, denn bei der Conservirung treten an solchen Gebilden immer Schrumpfung ein. Auf letztern Vorgang werden wohl auch jene Verhältnisse zurückzuführen sein, welche mir bei der Betrachtung der Präparate oft entgegentraten. Oft schien es nämlich, als ob der obere Theil des Stäbchens sich in 4—5 Theile gespalten hätte, auf jedem Ausläufer sass dann ein kleines Knöpfchen. Wenn man weiter noch bedenkt, dass bei der Conservirung die gallertige Masse, welche das Innere der Augengrube erfüllt, gerinnt und sich dabei hauptsächlich auf den ins Lumen vorspringenden Stäbchen niederschlägt, so werde ich nicht fehl gehen, derartige Veränderungen an den Stäbchen, wie sie Fig. 8 zeigt, als Kunstproduct zu erklären.

In jeder Sehzelle steigt ein Bündel dicht an einander liegender feiner Fäserchen auf, die man an Querschnitten durch die Zelle, nach

Conservirung mit FLEMMING'scher Lösung deutlich erkennt (Fig. 19). Diese Fäserchen treten in die Stäbchen ein und strahlen dort pinselförmig aus einander, von der Grundsubstanz des Stäbchens umgeben. Es kann wohl kein Zweifel sein, dass wir es hier mit Neurofibrillen im Sinne APÁTHY's zu thun haben, die in dem Stäbchen endigen und die eigentlichen Licht recipirenden Elemente der Sehzelle sind, wahrscheinlich treten sie auf der andern Seite in die Nervenfaser ein, in welche die Sehzelle sich auszieht. Dergleichen Neurofibrillen sind schon früher in Retinazellen gefunden worden, so von GREEFF bei Alciopiden, von zahlreichen Autoren bei *Pecten*, von GRENACHER bei Cephalopoden und neuerdings von HESSE bei Anneliden. Lehrreich ist ein Vergleich der Retina des Gastropodenauges mit der der Asteriden.

Dort finden sich Stäbchenzellen, deren jede von 4—8 Pigmentzellen umgeben ist. Diese letztern scheiden eine cuticulare Hülle, den sogenannten Stäbchenmantel, aus. Das vordere spitze Ende einer Stäbchenzelle wird von dem Stäbchenmantel umhüllt. HILGER giebt eine Abbildung, welche einen Schnitt durch eine Reihe solcher Stäbchenzellen darstellt in der Höhe des Stäbchenmantels. Ein Querschnitt durch ein Stäbchen des Seesternauges entspricht dem Querschnitt durch eine Stäbchenzelle und den umgebenden Pigmentzellen dazu. Die Sonderung in Pigment- und Stäbchenzellen ist eben bei der Retina des Seesternauges nicht durchgeführt, so dass hier die Retinazellen die Function der Ausscheidung einer Hülle sowohl als auch die Function der Stäbchenzelle übernehmen müssen, nämlich das Fortleiten des durch das Licht bedingten Reizes. Man muss das Verhältniss, wie es sich bei den Sehzellen der Asteriden darbietet, als das primitivere bezeichnen, da hier noch keine Arbeitstheilung eingetreten ist.

Wie oben erwähnt, finden sich in der Literatur nur Beschreibungen von Augenpolstern, in denen Augengruben eingebettet sind, und zwar solche ohne Linsen. Im Laufe meiner Untersuchungen fand ich, dass die Licht empfindenden Organe der Seesterne nach drei verschiedenen Typen gebaut sind, welche aber durch Mittelglieder verbunden sind.

Die erste Gruppe zeigt eine diffuse Vertheilung der Sehzellen über das ganze Augenpolster.

In der zweiten Gruppe sind die Sehzellen auf einzelne Stellen, die Augengruben, concentrirt; den Uebergang von der ersten zur zweiten Gruppe bildet *Luidia ciliaris*.

Die dritte Gruppe endlich besitzt wie die zweite Augengruben; als weiteres Moment kommt hinzu, dass sich an der Innen-

seite der Cuticula, welche die Augengrube nach aussen abschliesst, noch eine Linse entwickelt hat.

In Rücksicht darauf, dass nur Verhältnisse beschrieben sind, wie sie die zweite Gruppe — mit Augengruben — zeigt, will ich an diese meine Betrachtungen anknüpfen, dann zur dritten Gruppe — Augengruben mit Linse — übergehen und hierauf die erste Gruppe — keine getrennten Augengruben — anschliessen.

Augenpolster mit einer grössern Anzahl getrennt stehender Augengruben. Zweite und dritte Gruppe.

Bei Betrachtung des Augenpolsters mit Lupenvergrösserung kann man die einzelnen, stark pigmentirten Augenflecke leicht an ihrer rothen Färbung wahrnehmen; das dazwischen liegende Stützgewebe hat die Farbe des Radialnerven.

Die Zahl der Augengruben oder Einzelaugen, die einem Augenpolster zugehören, schwankt je nach den Arten und dem Alter der Thiere zwischen weiten Grenzen. Das gilt auch für die dritte Gruppe, welche überhaupt alle Eigenschaften der zweiten Gruppe besitzt, nur dass noch eine Linse hinzutritt.

Zur Orientirung über die Zahl der Augengruben, die in einem Augenpolster sitzen, mögen folgende Zahlen dienen: *Asterias glacialis* besitzt 150—180 Augengruben, *Astropecten aurantiacus* 120, bei einem jungen Exemplar dieser Art zählte ich nur ungefähr 50, bei *Asterina gibbosa* deren etwa 120.

WILSON giebt Abbildungen, nach denen die Augengruben sehr regelmässig in bestimmten Linien angeordnet sind, auch METTENHEIMER schreibt, dass die Pigmentflecke in parallelen Reihen gestellt sind, die sich unter schieferm Winkel von der Mittellinie abzweigen; weiter schildert er aber auch, dass bei manchen Individuen eine solche Anordnung nicht erkennbar ist.

Fig. 1 zeigt das Augenpolster von *Asterias glacialis*. In der Mitte desselben verläuft eine schmale Zone, die frei ist von Augengruben. Diejenigen, welche links und rechts von derselben liegen, sind nicht sehr tief. Seitlich oben sind die tiefsten, während die Augengruben seitlich unten nicht so weit ins Augenpolster eingedrungen sind.

Die Wand der Augengrube wird gebildet durch die Retinazellen, welche hier dicht an einander stossen. An dem tiefsten Theil der Augengrube stehen auf demselben Raum viel mehr Retinazellen als an den andern Stellen der Wand der Augengrube, wie Fig. 9 zeigt. HAMANN beschreibt Stützzellen und Epithelsinneszellen, welche an die Wand der

Augengrube herantreten. Es war mir jedoch nicht möglich, beide Formen sicher zu constatiren.

Die Oeffnung der Augengrube, deren Spitze nach innen gerichtet ist, wird von der Cuticula überspannt, nie fand ich ein Gebilde, wie es CUÉNOT und LANG abbilden, so dass die Augengrube offen wäre. Wie wird dieser Theil der Cuticula an der Oeffnung der Augengrube gebildet? Die Stützzellen, welche dicht neben der Augengrube, von der Bindegewebsschicht zur Cuticula emporsteigen, biegen plötzlich, nachdem sie dieselbe erreicht haben, senkrecht ab und legen sich der Cuticula dicht an, wie es in Fig. 7 und 8 abgebildet ist. Eine Anzahl solcher abgelenkter Enden von Stützzellen liegen dann wie Radien eines Kreises unter der Cuticula, welche die Augengrube verschliesst. Diese Enden der Stützzellen haben bei den Augengruben ohne Linse sehr wenig Protoplasma um sich, in der dritten Gruppe, wo eine Linse vorhanden ist, übernehmen sie sowohl die Function der Bildung der Cuticula als auch die der Linse. Wie oben erwähnt wurde, verbreitern sich die Stützzellen an ihrem distalen Ende, treten zusammen und bilden dabei eine feine Linie, welche die innere Begrenzung der Cuticula darstellt. Betrachtet man einen Längsschnitt durch eine einzelne Augengrube, so erhält man den Eindruck, als ob sich diese Linie an dem Rande der Augengrube in 2 Linien spalte; der eine Theil zieht als innere Begrenzung der Cuticula mit derselben über die Oeffnung der Augengrube weg, während sich der andere Theil als sogenannte *Membrana limitans* in die Augengrube ein-senkt. Diese *Membrana limitans* stellt die Grenze des Zelleibes der Retinazelle und ihres zugehörigen Stäbchens dar. Weil nun die *Membrana limitans* als Summe der Grenzflächen des pigmentirten Theils der Retinazellen und der zugehörigen Stäbchen anzusehen ist, so kommt man leicht zu der Ansicht, dass die Stäbchen cuticulaartige Gebilde darstellen, welche von den Retinazellen ausgeschieden sind und die als Schutz dienen für die in ihnen verlaufenden Neurofibrillen. Gegen die Cuticulanatur spricht aber das histologische Aussehen, ferner die Schrumpfungen und die Neurofibrillen in den Stäbchen.

Der Hohlraum der Augengrube ist erfüllt mit einer gallertigen Masse, die bei Druck nach aussen hervorquillt und von HAECKEL als kuglige Linse beschrieben wurde. Diese Masse ist von mehr oder minder wässeriger Consistenz bei den einzelnen Arten, was sich leicht an Schnitten von conservirtem Material erkennen lässt, da die gallertige Substanz hier geronnen ist; man findet denn auch im Innern der Augengruben an Schnitten feine Gerinnsel, gewöhnlich aber wenig. Mit dem

Namen Glaskörper möchte ich den Inhalt einer Augengrube nicht bezeichnen, am einfachsten giebt man ihm den Namen Emblem, wie GRENACHER ähnliche Gebilde bei den Gastropoden bezeichnet. Secretzellen neben den Sinneszellen habe ich nicht gefunden. Die Stäbchen ragen in diese Füllmasse hinein, wobei sie so angeordnet sind, dass sie auf der Membrana limitans senkrecht stehen. Aus der letzten Regel geht hervor, dass z. B. im tiefsten Punkt der Augengrube das Stäbchen senkrecht zur Cuticula steht.

Die Formen, welche der zweiten Gruppe angehören, also getrennte Augengruben besitzen, sind unter dem vorgelegenen Material die folgenden:

- 1) *Astropecten aurantiacus*. Diese Form zeichnet sich aus durch die Dicke der Cuticula ($3,5 \mu$). Die Augengruben sind nicht sehr tief.
- 2) *Astropecten bispinosus*. Die Augengruben durchsetzen $\frac{2}{3}$ der Dicke des Augenpolsters.
- 3) *Astrogonium granulare*. Geringe Tiefe der Augengruben.
- 4) *Astropsis pulvillus*. Wenig Füllmasse und tiefe Gruben (Fig. 7).
- 5) *Palmipes membranaceus*. Die Einzelaugen stehen ziemlich dicht.
- 6) *Solaster papposus*.
- 7) *Pteraster militaris*.

Die dritte Gruppe unterscheidet sich von der eben geschilderten nur dadurch, dass innerhalb der Cuticula, welche die Oeffnung der Augengrube überspannt, noch ein lichtbrechendes Gebilde auftritt, welches linsenförmige Gestalt hat. Ich glaube, dass man diesem Gebilde den Namen Linse geben darf, da auch dieses die Function einer Linse erfüllt, die Lichtstrahlen so zu brechen, dass auf der Retina ein Bild eines Gegenstandes entstehen kann.

Während, wie schon erwähnt, bei den Augengruben ohne Linse die abgebogenen Enden der Stützzellen, welche den Verschluss der Augengrube durch Bildung der Cuticula übernehmen, sehr wenig Protoplasma um sich haben, wird dasselbe in der dritten Gruppe, wo eine Linse vorhanden ist, vermehrt. Die Dicke der Linsen ist abhängig von der Menge des Protoplasmas, welches die einzelnen Stützzellen an ihrem abgebogenen Ende umgiebt. Fig. 10 giebt über diese Verhältnisse Aufschluss.

Ueber jeder Augengrube wölbt sich bei den Arten mit stärker entwickelter Linse die Cuticula etwas über die Oberfläche des Augenpolsters empor.

Von den Arten, welche mir zur Verfügung standen, gehörten folgende der dritten Gruppe zu:

- | | |
|---|--|
| 1) <i>Echinaster sepositus</i> 1 : 7 | 4) <i>Asterias mülleri</i> 1 : 5 |
| 2) <i>Asterina gibbosa</i> 1 : 6,5 | 5) <i>Asterias glacialis</i> 1 : 5 |
| 3) <i>Asteracanthion rubens</i> ¹⁾ 1 : 6 | 6) <i>Asterias tenuispina</i> 1 : 3,3. |

Die Verhältnisszahlen geben die Werthe der Dicke des lichtbrechenden Körpers in der Richtung der optischen Axe zu der Breite desselben an, wobei zu bemerken ist, dass der erstern die Dicke der Cuticula zugerechnet ist.

Erste Gruppe: Diffuse Vertheilung der Sehzellen über das Augenpolster.

In der ersten Gruppe, welche jetzt behandelt werden soll, ist die Retina nicht in einzelne scharf getrennte Abschnitte, die Augengruben, zerfallen, sondern die Sehzellen sind gleichmässig über das Augenpolster vertheilt.

Die beiden Arten, welche dieser Gruppe angehören, sind *Astropecten pentacanthus* und *Astropecten mülleri*, während *Luidia ciliaris* eine Brücke zur oben beschriebenen zweiten Gruppe bildet. Betrachtet man das Augenpolster eines Gliedes dieser Gruppe bei Lupenvergrößerung, so fällt dem Beobachter sofort auf, dass zwischen den einzelnen Flecken das Gewebe gleichfalls gefärbt, dass also das ganze Augenpolster pigmentirt ist (vgl. Fig. 4). Quer- und Längsschnitte geben Aufschluss über die Anordnung der Retinazellen. Bei der Untersuchung eines Querschnitts — einen Theil desselben zeigt Fig. 4 — wird man sofort 2 Schichten unterscheiden können, eine äussere, voll von Kernen, weshalb ich sie Kernschicht nennen will, und eine innere, welche deren fast keine enthält. Letztere wird aber von Fasern durchsetzt, welche auf der Bindegewebsschicht inseriren; in ihnen erkennt man die oben beschriebenen Stützzellen. Ferner erscheinen in der innern Schicht die Durchschnitte der Nervenfasern; es ist dies also die Nervenfaserschicht. Die Kerne, welche man in der Kernschicht findet, gehören einmal den Stützzellen zu, und zwar liegen deren Kerne ziemlich hoch, oft nisten sie sich in den Theil der Zelle ein, der sich direct unter der Cuticula verbreitert hat. Solche Vorkommnisse, welche auch bei andern Arten nicht selten sind, gaben wahrscheinlich Veranlassung, dem Augenpolster ein Plattenepithel zuzuschreiben. Die andern rundlichen Kerne, welche in der Kernschicht liegen, gehören den Retinazellen zu. Diese liegen den Stützzellen

1) Fig. 16 zeigt einen Schnitt durch eine Augengrube dieser Art, wo sich durch Bildung von 2 Aussackungen die Retina vergrößert hat.

parallel, lassen sich aber leicht von denselben unterscheiden, da ihr Protoplasma sich viel weniger färbt als der stabförmige Theil der Stützzellen, und weil sie nicht von der Cuticula bis zur Bindegewebsschicht reichen, denn sie stossen weder an die eine, noch an die andere. Diese Retinazellen sind von lang gezogener, cylindrischer Gestalt und besitzen an ihrem proximalen Theil einen Kern, der jedoch etwas grösser ist als der Querdurchmesser der Zelle, weshalb diese hier etwas aufgetrieben ist. Die grosse Menge der Zellen bringt es nun mit sich, dass die Kerne nicht dicht neben einander Raum haben, sondern sich gegenseitig nach oben und unten ausweichen, womit auch die Dicke der Kernschicht erklärt ist.

Jede Retinazelle setzt sich in eine feinste Faser fort, welche sich in der Nervenschicht verliert.

Die Retinazellen liegen ziemlich dicht neben einander und sind in grösserer Zahl vorhanden als die sie flankirenden Stützzellen.

Schon bei schwächerer Vergrösserung bemerkt man zwischen Kernschicht und Cuticula einen hellen Raum, welcher bei genauer Betrachtung nach innen zu begrenzt wird durch eine feine Linie, die parallel der Cuticula im Abstand von $8,5 \mu$ verläuft; es ist die Membrana limitans. Ueber die Membrana limitans erhebt sich auf jeder Retinazelle ein cylindrisches Gebilde, in welchem man das Stäbchen erkennt, es hat eine Länge von 5μ . Die Licht empfindenden Zellen breiten sich also bei dieser Gruppe gleichmässig über das ganze Augenpolster aus, worin auch die oben erwähnte Art der Pigmentirung desselben ihren Grund hat. Auf Querschnitten kann man öfters kleine Abweichungen von dieser Regel beobachten. Die Membrana limitans biegt sich in diesen Fällen leicht einwärts, wodurch eine Gruppierung der Retinazellen zu Stande kommt, indem sich dieselben nach dem Mittelpunkt der Senkung zu neigen (Fig. 5). In dieser Gruppe finden sich demnach schon Andeutungen für eine Concentration der Retinazellen auf gewisse Stellen, was natürlich für die Schärfe der Wahrnehmung von Bedeutung ist.

Die beiden der ersten Gruppe angehörigen Arten unterscheiden sich einmal durch die Form des Augenpolsters. Bei *Astropecten pentacanthus* ist dasselbe halbkugelförmig, bei *Astropecten mülleri* dagegen viel höher gewölbt. Bei der letztern Art sind die Einsenkungen der Membrana limitans seltener als bei der erstern, auch stehen dort die Retinazellen weniger dicht als bei *Astropecten pentacanthus*.

Erwähnt sei noch, dass bei *Astropecten mülleri* sich im Radial-

nerven eine grosse Zahl von Ganglienzellen fand, mehr als bei irgend einer andern der untersuchten Arten.

Das Charakteristische dieser ersten Gruppe ist, wie aus der Beschreibung hervorgeht, die diffuse Vertheilung der Retinazellen auf dem Augenpolster.

Luidia ciliaris bildet das Bindeglied zwischen dieser ersten Gruppe und den beiden andern Gruppen mit getrennten Augengruben. Man kann bei dieser Art die verschiedensten Stadien von Einsenkungen der Membrana limitans beobachten.

Fig. 6 zeigt eine Strecke eines Querschnitts durch das Augenpolster einer solchen Seesternart, und zwar muss betont werden, dass es sich nicht um seitliche Schnitte von Augengruben handelt. Bei *a* findet sich das primitive Verhältniss, wie es in der ersten Gruppe gefunden wird, dass die Membrana limitans parallel der Cuticula verläuft. An den Stellen *b* und *c* senkt sich die Membrana limitans mit den Retinazellen immer weiter ein, bis bei *e* die Einstülpung eine solche Tiefe erreicht hat, wie sie bei den folgenden Gruppen gewöhnlich ist. Solche tiefe Einsenkungen wie bei *e* in der Abbildung sind jedoch bei *Luidia* nicht gewöhnlich. Vielmehr bietet sich beim Anblick eines Querschnitts folgendes Bild dar: die ganze Oberfläche ist mit kleinen Kreisen und Halbkreisen bedeckt, um welche die Stützzellen herumbiegen, also mit Gebilden wie bei *d* in Fig. 6.

Die Stützzellen tragen ihre Kerne vorzugsweise in dem obersten Theil, so dass dieselben oft den Halbkreisen dicht anliegen.

Die einzelnen Complexe von Retinazellen, welche durch die Einsenkungen der Membrana limitans bedingt werden, sind von einander isolirt, indem sich ein Packet von Stützzellen zwischen den Einsenkungen hindurchdrängt, oberhalb derselben sich wieder verbreitert und zur Bildung der Cuticula verwendet wird.

Bei *Luidia ciliaris* kann man beobachten, wie die Sehzellen sich mehr und mehr auf bestimmte Bezirke concentriren. So bildet diese Art den Uebergang zu der zweiten Gruppe, wo die Trennung der Retina in einzelne Complexe ganz durchgeführt ist.

Auf die Pigmentverhältnisse will ich an dieser Stelle eingehen. Wie schon bemerkt wurde, enthalten die Retinazellen Pigment. Dieses Pigment wird von Alkohol ausgezogen, weshalb bei Schnitten, die nach einer Methode erhalten worden sind, welche eine Behandlung mit Alkohol voraussetzt, diese Pigmentzellen ganz durchsichtig erscheinen, was ja im Allgemeinen nur angenehm sein kann.

Auf den Rath von Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN hin conservirte ich die Augenpolster von *Asterias glacialis* mit starker FLEMMING'scher Lösung; das Pigment wurde dabei osmirt, so dass ich in Paraffin einbetten konnte und Schnitte erhielt, in denen das Pigment sehr schön erhalten war (Fig. 9). Ein langer Aufenthalt in starkem Alkohol bringt aber auch das osmirte Fett zur Lösung.

Wie im Alkohol, so löst sich das Pigment in Aether. Glycerin dagegen lässt dasselbe unverändert. Bei meinen Präparaten von Augenpolstern, welche in Glycerin eingeschlossen waren, zeigte sich nach 4 Monaten noch keine Verblassung des Pigments, dagegen waren die kleinen Pigmenttröpfchen zu grossen zusammengefloßen, wobei sich dieselben dann wie kleine Oelkugeln ausnahmen. Schwache Schwefel- und Salpetersäure sowie concentrirte Salz- und Essigsäure verändern das Pigment nicht. Concentrirte Schwefelsäure lässt dasselbe zuerst hellblau, nach einiger Zeit aber dunkelblau mit etwas grün werden. Concentrirte Salpetersäure bedingt eine Grünfärbung, Kali hat keinen Einfluss auf die Farbe des Pigments.

Diese Reactionen zeigen, dass das Pigment in die Reihe der sogenannten Fettfarbstoffe oder Lipochrome zu rechnen ist, welche sowohl im Thier- als auch im Pflanzenreich eine grosse Verbreitung besitzen. Es sind dies Farbstoffe, die von Fett leicht aufgenommen werden; allgemein färben sie sich bei Zusatz von concentrirter Schwefel- und Salpetersäure blaugrün bis tief indigoblau. Zu ihnen gehört auch das Pigment der Augenflecke bei Flagellaten sowie die farbigen Tropfen in den Zapfen des Wirbelthierauges. Das Pigment besitzt im Allgemeinen eine rothe Farbe. Die Nuancen derselben stehen in gewisser Beziehung zur Entwicklung des Sehorgans. Das Pigment zeigte sich bei

Astropecten pentacanthus rothgelb,

Palmipes membranaceus hellroth,

Echinaster sepositus dunkelroth,

Asterias glacialis purpurroth mit einem Stich ins Violette.

Die Intensität der Farbe des Pigments ist wahrscheinlich von Wichtigkeit in Beziehung auf die Absorption des Lichts.

Es erhebt sich nun die Frage: mit welchem Recht kann man die besprochene Anschwellung des Radialnerven als Sehorgan bezeichnen?

Dafür spricht einmal die Thatsache, dass überall Sehorgane vorliegen, wo Neuroepithelien mit Stäbchen im Zusammenhang mit Pigmentanhäufungen vorkommen.

Wohl liegen in den meisten Fällen die Verhältnisse so, dass die

eigentlichen Sehzellen, welche Stäbchen an ihrer Spitze tragen, isolirt sind, d. h. sie sind von besonderen Pigmentzellen umgeben, welche die Aufgabe haben, die optische Isolation der Stäbchen zu besorgen.

Im Gegensatz zu dieser Art von Sehorganen, wo das Pigment besondern Pigmentzellen angehört, enthalten die Retinazellen der Asteriden, wie sich aus der vorangehenden Schilderung ergibt, Pigment und Stäbchen zugleich; diese Art von Retinazellen wurde mit dem Namen *autochrome* belegt, im Gegensatz zu den *exochromen*.

Das Verhältniss, wie es sich bei den Asteriden findet, ist wohl das ursprüngliche. Dass es sich um Seh- resp. Lichtempfindungsorgane handelt, ergibt sich aus einem Versuch, den ich in Rovigno mit *Asterina gibbosa* anstellte.

Die Anordnung war folgendermaassen: Ein niederes Glas wurde mit Wasser gefüllt, nachdem es aussen mit schwarzem Papier so verklebt war, dass kein Licht eindringen konnte. Die beiden Deckel wurden gleichfalls je zur Hälfte zugeklebt. Durch Auflegen derselben auf das Gefäss und durch Verschieben der Deckel konnte erreicht werden, dass in dasselbe gar kein Licht mehr einfiel oder dass es zur Hälfte beleuchtet war.

Ein unverletztes Exemplar von *Asterina gibbosa* wurde in das ganz verdunkelte Gefäss gebracht.

Die eine Hälfte des Glases wurde plötzlich durch Verschieben der Deckel dem directen Sonnenlicht ausgesetzt. Der Seestern bewegte sich nun immer, wenn er in der Nähe der Grenzlinie von Licht und Dunkel sich befand, in directer Linie aufs Dunkle zu, wo er verschwand. Die Entfernung vom Dunkeln durfte aber nicht mehr als ca. 5 cm betragen, sonst wurden die Bewegungen unsicher. Schnitt man diesem Seestern die Spitzen der Arme ab oder exstirpirte man das Augenpolster, so reagierte er nie in ähnlicher Weise, er bewegte sich in irgend einer Richtung weiter.

Aus diesem Versuch geht hervor, dass *Asterina gibbosa* Dunkel im Gegensatz zu Hell wahrnimmt, dass ihre Augen photoskopisch sind, was ja die niederste Stufe des Sehens ist.

Ob diese Sehorgane noch Weiteres zu leisten vermögen, muss Erwägungen überlassen bleiben, welche sich auf die anatomischen Befunde gründen, was im Folgenden ausgeführt werden soll.

In der ersten Gruppe sind die Retinazellen ziemlich gleichmässig über das ganze Augenpolster vertheilt. Das Licht, welches aus einer bestimmten Richtung kommt, wird hauptsächlich die Retinazellen,

welche auf dem Augenpolster dieser Seite zugekehrt liegen, treffen. Die Retinazellen aber, welche auf dem andern Theil desselben liegen, werden schwächer gereizt werden, ein leichter Reiz wird jedoch fast immer auch auf sie ausgeübt werden. Die schwachen Einsenkungen, die vorhanden sind, werden an diesem Resultat wenig ändern.

In der ersten Gruppe, also bei *Astropecten mülleri* und *Astropecten pentacanthus*, hat daher das Sehorgan wohl in erster Linie die Aufgabe der Unterscheidung der Lichtintensitäten. In geringerem Maasse werden diese Seesterne auch noch die Richtung des Lichts erkennen können.

In der zweiten und dritten Gruppe, wo eine Trennung der Retina in einzelne Complexe ganz durchgeführt ist, wird das Licht aus einer gewissen Richtung einzelne Augengruben ganz erhellen, während in andere an der entgegengesetzten Seite des Augenpolsters kein Lichtstrahl einfallen kann. In diesen beiden Gruppen dient das Sehorgan sowohl zur Unterscheidung verschiedener Lichtintensitäten als auch zum Erkennen der Lichtrichtung.

In der dritten Gruppe, wo jede Augengrube eine Linse besitzt, kann es zum Erkennen von undeutlichen Bildern kommen, da die Linse die Lichtstrahlen auf bestimmte Stellen der Retina zu bricht. Die Wahrnehmung von Bewegungen wird allen drei Gruppen in grösserm oder geringerem Maasse zukommen.

Die Augengruben, wie sie sich in der zweiten und dritten Gruppe finden, sind gebaut nach dem Princip der Camera obscura.

Aehnliche Sehorgane, wie sie sich bei den Asteriden der ersten Gruppe, also mit diffus über das Augenpolster vertheilten Sehzellen finden, kann man auch bei Cölenteraten, z. B. bei *Aurelia aurita* und *Oceania*, beobachten. Bei den angegebenen und noch einer Reihe von andern Hydromedusen tritt das Sehorgan als kleiner Pigmentfleck im Epithel auf und wird aus fadenförmigen Sinneszellen gebildet, deren jede von pigmentirten Epithelzellen umgeben ist. Dieser Pigmentfleck ist nicht scharf umgrenzt, sondern geht allmählich in das umgebende Epithel über, wie dies ja bei den zu dieser Gruppe gehörigen beiden Asteridenarten auch der Fall ist.

An die beiden andern Gruppen der Sehorgane der Asteriden erinnern der Form und dem histologischen Bau nach eine Anzahl von Lichtempfindungsorganen aus verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs.

Zuerst möge aus dem Stamm der Cölenteraten die einfache Form des Sehorgans erwähnt werden, welches von *Lizzia köllikeri*

hauptsächlich untersucht worden ist und welches auch noch andern Arten zukommt.

Das Epithel, welches sich zum Sehorgan umgebildet hat, liegt am Grunde eines Tentakels und besitzt im Wesentlichen dieselben Elemente wie das oben angeführte von *Aurelia aurita*, nur tritt noch eine Linse hinzu, welche eine Verdickung der Cuticula darstellt, also denselben Ursprung besitzt wie die Linse der Augengruben bei den Asteriden.

Weiter gehören hieher die kleinen Augen ohne Linse von *Charybdea marsupialis*, welche paarig neben den Linsenaugen liegen. Sie stellen hohle Einstülpungen des Epithels dar, unterscheiden sich also von den Augengruben der Asteriden dadurch, dass die Cuticula nicht über diese Einstülpungen wegzieht, dass sie also offen sind, und ferner dadurch, dass die Sinneszellen von besondern Pigmentzellen umgeben sind.

Die Augen vieler Würmer bieten gleichfalls eine Reihe von werthvollen Vergleichungspunkten.

In der äussern Form, wie in der histologischen Beschaffenheit gleicht das Auge von *Nereis cultrifera* den Sehorganen, wie sie sich in der zweiten Gruppe — Augengruben ohne Linse — finden.

Ein Auge von *Nereis cultrifera* stellt eine rings geschlossene Blase ohne Linse dar. Diese Blase ist entstanden zu denken als eine Einstülpung von der Epidermis aus, wobei aber doch die Cuticula über das Epithel der Verschlussstelle geschlossen wegzieht, was aus dem Umstand hervorgeht, dass die Epithelzellen, welche rings um das Auge zur Cuticula emporsteigen, lang, schlank und sehr hoch werden und gegen den Mittelpunkt der Einstülpung zu convergiren.

Die Sehzellen von *Nereis cultrifera* tragen an ihrem distalen Ende ein Stäbchen, an dem proximalen laufen sie in eine feine Nervenfasern aus, ferner sind sie stark pigmentirt. Neben diesen finden sich noch Secretzellen, welche die Substanz des das Auge erfüllenden lichtbrechenden Körpers liefern.

Aus diesem geht die Aehnlichkeit des Baues, wie auch der Bildungsweise dieser beiden Sehorgane hervor. Die Augen dieser Raubanneliden und verwandter Arten stimmen am meisten mit denen der Asteriden überein, andere Formen, wie die Alciopiden, bieten wegen ihrer höhern Entwicklung weniger Anhaltspunkte. Die Sehorgane der Gastropoden zeigen gegenüber denen der Asteriden, wie oben ausgeführt worden ist, den Fundamentalunterschied, dass das Pigment in besondern Pigmentzellen enthalten ist.

Wichtig für die Vergleichung ist das Stemma der Arthropoden,

welches mit den am höchsten entwickelten Sehorganen der Asteriden in Beziehung gebracht werden muss. Zuerst sei hingewiesen auf das Stemma der Larven, von denen das von *Dytiscus* das bekannteste ist. Die Sehzellen besitzen hier an ihrem vordern Ende ein Stäbchen, an dem hintern laufen sie in eine Nervenfaser aus, das Pigment ist in ihnen enthalten, und eine Linse legt sich vor die Oeffnung des Auges. Die Zellen, welche der Linse zu gelegen sind, bleiben aber in ihrem vordern Theil pigmentfrei, legen sich mit diesem ihrem durchsichtigen Ende an einander und bilden so eine Art Glaskörper. Das Stemma der erwachsenen Arthropoden zeichnet sich mit Ausnahme einiger weniger dadurch aus, dass der Glaskörper durch eine besondere Zellschicht gebildet wird, dass also diese Augen zweischichtig sind. Allen kommt eine sehr stark entwickelte Cuticularlinse zu. Bei den Seitenaugen der Scorpione kommt noch das hinzu, dass die Stäbchen nicht wie bei allen andern an der Spitze ausgeschieden werden, sondern an der Seite, wodurch Rhabdomere gebildet werden, ein Verhältniss, das sich bei den zusammengesetzten Augen der Arthropoden findet.

WATASE vergleicht das Augenpolster von *Asterias glacialis* mit dem zusammengesetzten Auge der Arthropoden. Er spricht von einem Ommatidium und einer Retinula in Beziehung auf eine Augengrube. Von einem Ommatidium kann man aber wohl nicht reden, denn erstens sind die Augengruben, wie das ganze Epithel bei den Asteriden, einschichtig, es fehlen die Glaskörperzellen, welche im Facettenauge den Krystallkegel liefern, zweitens ist keine Retinulabildung vorhanden. Die Retinulazellen im Facettenauge sind immer nur in geringer und bestimmter Zahl nachzuweisen, sie scheiden ihre Stäbchen an der Seite aus unter Bildung eines Rhabdomers, während bei den Asteriden den Sehzellen die Stäbchen an ihrem distalen Ende aufsitzen, und drittens sind im Facettenauge besondere Pigmentzellen vorhanden, wenn gleich die Retinazellen oft selbst stark pigmentirt sind.

Den Sehorganen der Asteriden ist demnach ihr Platz anzuweisen unter den einfachern Lichtempfindungsorganen, welche die Thierreihe uns vor Augen führt.

In Rovigno stellte ich Versuche an betreffs der Regeneration des Augenpolsters. Nachdem ich dasselbe extirpirt hatte, conservirte ich die Armspitzen der so behandelten Exemplare von *Astropecten bispinosus* und *Echinaster sepositus* nach Verfluss von 3 Wochen. Die Schnitte ergaben, dass die Augengruben fast die normale Tiefe wie bei unverletzten Exemplaren erreicht hatten.

Zur weitem Untersuchung benutzte ich Regenerate von *Astropecten aurantiacus*. Bei demjenigen Augenpolster, das in der Entwicklung noch am weitesten zurück war, konnte ich nur ungefähr 8 sehr leichte Einsenkungen erkennen. Fig. 15 zeigt die tiefste derselben, diese durchsetzt nur $\frac{1}{6}$ der Dicke des Augenpolsters, während die normalen Augengruben über die Hälfte derselben herabsteigen. Die andern Einsenkungen erinnerten ganz an die Vorkommnisse bei den beiden Arten der ersten Gruppe. Bei den andern Regeneraten konnte ich, je nachdem ihre Entwicklung fortgeschritten war, Augengruben bis zur gewöhnlichen Tiefe beobachten.

Die Bildung von Sinnesorganen durch Concentrirung der percipirenden Elemente zeigt sich bei den verschiedenen Gruppen der Seesterne. Bei der Regeneration des Augenpolsters eines Gliedes der höhern Gruppen legen sich die Augengruben als flache Gebilde an, welche sich erst nach und nach vertiefen.

Ebenso ist es bei der Neubildung von Augengruben, welche auch beim erwachsenen Thier noch vor sich geht. Auch hier kann man tiefe neben Augengruben von geringer Tiefe treffen.

Die verschiedenen Entwicklungsstadien beim Regenerationsprocess und bei der Neubildung von Augengruben haben Aehnlichkeit mit der Entwicklung des Sehorgans bei den einzelnen Gruppen.

Zum Schluss untersuchte ich die Ocellarplatten eines Echiniden. Auf denselben finden sich bekanntlich Pigmentanhäufungen, und es wurde schon behauptet, dass dieselben als Rückbildungen der Augen der Seesterne aufzufassen seien, besonders da an jener Stelle ein Fühler auftritt, der Vieles mit dem der Seesterne gemein hat. Verhältnisse, wie sie sich in der zweiten und dritten Gruppe finden, sind nicht vorhanden, ich konnte aber auch keine ähnlichen Sehzellen nachweisen, wie sie in der ersten Gruppe vorkommen. Bei einer Ophiure, von der ich das Endstück eines Arms mit dem Fühler untersuchte, konnte ich auch keine Sehzellen auffinden.

Literaturverzeichniss.

- CUÉNOT, L., Contribution à l'étude anatomique des Astérides, in: Arch. Zool. exp. génér., (2) V. 5 bis, 1888, 2. Mém., p. 144.
- EHRENBERG, C. G., Vorläufige Mittheilungen einiger bisher unbekannter Structurverhältnisse bei Acalephen und Echinodermen, in: Arch. Anat. Physiol., 1834, p. 577—580.
- GREEFF, RICH., Ueber den Bau der Echinodermen, 1. Mitth., in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg, 1871, p. 53—62.
- , Ueber den Bau der Echinodermen, 2. Mitth., *ibid.* 1872, p. 93—102.
- HAECKEL, E., Ueber die Augen und Nerven der Seesterne, in: Z. wiss. Zool., V. 10, 1860, p. 183—190.
- HAMANN, OTTO, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, *ibid.* V. 39, 1883, p. 145—190.
- , Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht, Jena 1885, 8^o.
- HILGER, Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges, in: Morph. Jahrb., V. 10, 1884.
- JOURDAIN, S., Sur les yeux de l'Asteracanthion rubens, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 60, 1865, p. 103—105.
- LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, Jena 1894.
- LUDWIG, H., Beiträge zur Anatomie der Asteriden, in: Z. wiss. Zool., V. 29, 1877, p. 99—162.
- , in: BRONN, Class. Ordn. Thierreichs, V. 2, Abth. 3, p. 546—556.
- METTENHEIMER, C., Ueber die Gesichtorgane des violetten Seesterns der Ostsee, in: Arch. Anat. Physiol., 1862, p. 210—225.
- MÜLLER, O. F., Zoologiae danicae Icones, Fasc. I, Havniae 1778, Fasc. II, Havniae 1780.
- PRUHO, H., Du sens de l'odorat chez les étoiles de mer, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 110, 1890, p. 1343—1346.
- TEUSCHER, R., Beiträge zur Anatomie der Echinodermen, in: Jena. Z. Naturw., V. 10, 1876, p. 493—516.
- VOGT u. YUNG, Lehrb. der prakt. vergl. Anatomie, Braunschweig 1888.
- VOLKMANN, Ueber das Gefäßsystem der Meersterne, in: OKEN, Isis, 1837, p. 513 u. 514.
- WATASE, S., in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., V. 4, 1890, p. 324—326. (Auge der Echinodermen.)
- WILSON, H., The nervous system of the Asteridae, with observations on the structure of the organs of sense and remarks on the reproduction of lost rays, in: Trans. Linn. Soc. London, V. 23, 1860, p. 107—123.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 41.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>au</i> Augengrube	<i>n</i> Nervenfasern im Radialnerv
<i>aup</i> Augenpolster	<i>ml</i> Membrana limitans
<i>bg</i> Bindegewebe	<i>p</i> Pigment
<i>bm</i> Basalmembran	<i>st</i> Sebstäbchen
<i>cut</i> Cuticula	<i>stz</i> Stützzellen
<i>fl</i> Fühler	<i>sz</i> Retinazellen (Sehzellen)
<i>k</i> Kerne der Stützzellen	<i>szk</i> Kerne der Retinazellen
<i>l</i> Linse	

Fig. 1. Augenpolster von *Asterias glacialis*. 60 : 1.

Fig. 2. Einzelne Augengruben von *Asterias glacialis*, frei präpariert. 300 : 1.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch die Armspitze von *Asterias glacialis*. Augenpolster und Fühler werden von der terminalen Kalkplatte überragt. 60 : 1.

Fig. 4. Stück eines Augenpolsters von *Astropecten mülleri*, quer geschnitten. 380 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch das Augenpolster von *Astropecten mülleri*. Die gezeichnete Stelle zeigt eine Einsenkung der Membrana limitans. 530 : 1.

Fig. 6. Theil eines Querschnitts durch das Augenpolster von *Luidia ciliaris*. 390 : 1.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine Augengrube von *Astropsis pulvillus*. 530 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine Augengrube von *Asterias glacialis*. 530 : 1.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Augengrube von *Asterias glacialis*. Durch die Conservirung in starker FLEMMING'scher Lösung blieb das Pigment in den Retinazellen erhalten. 400 : 1.

Fig. 10. Schnitt durch die Linse von *Asterias tenuispina*. Bildung der Linse. 390 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch die Linse von *Asterina gibbosa*. 530 : 1.

Fig. 12. Tangentialschnitt an das Augenpolster von *Asterias glacialis*. Bildung der Linse. 530 : 1.

Figl 13. *a* Durch Maceration isolierte Retinazellen aus dem Augenpolster von *Asterias glacialis*; *b* einzelne Pigmentzelle ebendaher. 530 : 1.

Fig. 14. Augenpolster von *Astropecten pentacanthus* in natürlicher Farbe. 60 : 1.

Fig. 15. Längsschnitt durch die tiefste Einsenkung des Augenpolsters eines Regenerats von *Astropecten aurantiacus*. 390 : 1.

Fig. 16. Abnorme Augengrube von *Asteracanthion rubens*. Querschnitt. 390 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch eine Augengrube von *Asterias tenuispina*. 390 : 1.

Fig. 18. Schnitt durch den Fühler von *Astrogonium granulare*. Verlauf der Nervenfasern und Endigung derselben. Grosse Kerne von (Ganglien?)-Zellen.

Fig. 19. Bei *a* Querschnitt durch eine Reihe von Retinazellen in der Höhe der Membrana limitans, mit den zusammengedrängten Neurofibrillen; bei *b* durch ein Stäbchen, wo die Neurofibrillen pinselförmig aus einander gestrahlt sind. Conservirt in FLEMMING'scher Lösung. 530 : 1.

Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel.

Von

Dr. Konrad Guenther.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Hierzu Tafel 42.

1. Geschichtliches über die Sinnesorgane der Insecten.

Das hohe Maass von Anpassungsvermögen, welches die Classe der Insecten nach so verschiedenen Richtungen hin zeigt, macht sich vor allem auch in der Mannigfaltigkeit und grossen Zahl von Sinnesorganen geltend, mit denen die Hautbedeckung dieser Thiere ausgestattet ist. So hat sich denn auch schon frühzeitig das Interesse der Forscher der Frage nach dem Bau und der Bedeutung dieser Sinnesorgane zugewendet. Es boten sich ihnen zur Untersuchung der Organe zwei Wege, von denen der eine der experimentelle ist. Dieser wurde besonders vor den ältern Forschern angewendet, da ihnen noch nicht die verschiedenen Methoden zur Verfügung standen, mit denen wir heut zu Tage so viele Resultate auf dem zweiten Wege, der auf der histologischen Untersuchung beruht, erreichen. Die ältern Forscher also brachten in die Nähe der Thiere solche Dinge, welche die menschlichen Sinnesorgane reizen, und achteten auf das Reagiren der Thiere. Dann vernichteten sie bestimmte Stellen der Körperoberfläche, von denen sie vermutheten, dass in ihnen der Sitz der Sinnesempfindung läge, und wiederholten den Versuch. War zwischen dem ersten und zweiten Verhalten der Thiere ein scharfer Gegensatz zu constatiren, so glaubten sie das betreffende Sinnesorgan gefunden zu haben. Von diesen Versuchen waren natürlich die Augen ausgenommen, denn über ihre Deutung war man sich von je her klar.

Es liegt auf der Hand, dass dieser Weg nicht zu einem durchaus befriedigenden Resultat führen konnte, denn bei jedem verletzenden Eingriff in die Organisation eines Thieres werden die normalen Lebens-

bedingungen gestört, und auch das Reagiren auf Reize muss davon beeinflusst werden. So sind denn auch die bahnbrechenden Entdeckungen von der zweiten Methode ausgegangen: einer histologischen Untersuchung der Gebilde, in denen Sinnesorgane zu vermuthen waren.

Der Erste, der mit Erfolg auf diese Weise zu einem Resultat kam, war LEHMANN (1), der am Ende des 18. Jahrhunderts seine Beobachtungen in drei Abhandlungen niederlegte. Er suchte die Eigenschaft gewisser Organe als Sinnesorgane dadurch zu beweisen, dass er ihre Verbindung mit dem Centralnervensystem feststellte. Seiner Arbeit folgten viele andere Schriften, die theils von demselben Gesichtspunkt ausgingen, theils die fraglichen Organe auf ihre Aehnlichkeit mit schon bekannten Sinnesorganen aus andern Thierclassen prüften, überhaupt eine möglichst genaue histologische Beschreibung derselben zu geben suchten. Von diesen Arbeiten sind besonders die Schriften von JOH. MÜLLER (2), SIEBOLD (3), ERICHSON (4), LEYDIG (5), WOLFF (6), HAUSER (7) und GRABER (8) zu erwähnen. Eine ausführliche Zusammenstellung ihrer Entdeckungen hat uns KRÄPELIN (9) gegeben, und ich verzichte deswegen auf ein näheres Eingehen in die geschichtliche Entwicklung von der Kenntniss der Sinnesorgane und will nur kurz das gemeinsame Hauptresultat hervorheben. Dieses bestand nämlich in der Thatsache, dass alle Sinnesorgane der Insecten chitigner Natur sind und dass an sie ein Nerv mit einer oder mehreren Zellen, welche die meisten Autoren als Ganglienzellen bezeichnen, herantritt.

Die erwähnte grosse Arbeit von KRÄPELIN (9) „Ueber die Geruchsorgane der Gliederthiere“ brachte ausser der Sichtung der bisherigen Befunde auch viele neue Einzelheiten, aber das Hauptresultat der Arbeit war, dass sie alle chitinigen Sinnesorgane auf den einheitlichen Typus des Haares zurückzuführen suchte, welcher sich ja nicht nur bei den Insecten, sondern bei allen Arthropoden vorfindet.

Einige neue Entdeckungen machte hierauf WILL (10), der bestimmte Grübchen und Becher an der Zungenbasis und der Maxillenunterseite verschiedener Insecten fand und sie als Geschmacksorgane deutete. An den Mundtheilen der Schmetterlinge fand auch REUTER (11) Sinneshaare und legte ihnen eine Geruchsempfindung bei.

Die nun folgenden Arbeiten O. VOM RATH's (12), von denen ich besonders die beiden Schriften: „Ueber die Hautsinnesorgane der Insecten“ und „Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden“ hervorhebe, bestätigten wieder die Annahme KRÄPELIN's, dass alle Hautsinnesorgane von den Haaren abzuleiten seien. Vom

RATH hat vor allem eine genaue histologische Beschreibung der sogenannten Ganglienzellen gegeben, die er Sinneszellen nannte und auf deren Aehnlichkeit mit den Hypodermiszellen er hinwies, von denen er sie ableitete.

Bei allen diesen Untersuchungen der Sinnesorgane der Insecten wurden solche Stellen des Körpers bevorzugt, deren Lage und Aussehen schon auf Sinnesorgane schliessen liess. Dies ist vor allem bei den Antennen der Fall, und so sind sie es denn auch, die am ausführlichsten und eingehendsten untersucht worden sind.

Schon 1789 fielen COMPARETTI (13) die sonderbar gekämmten Fühler von *Melolontha* auf, wenn auch erst 60 Jahre später BURMEISTER (14) eine histologische Beschreibung derselben brachte. Gerade dieses Object wurde dann in den spätern Arbeiten immer und immer wieder berücksichtigt und mit den Sinnesorganen von andern Insecten verglichen. Ferner vermuthete WILL (10), wie wir gesehen haben, im Insectenmund — nach Analogie unserer Zunge — Sinnesorgane und fand sie auch. Nicht bestätigt dagegen hat sich die Annahme von REIMARUS (15), dass ein Riechen nur in Verbindung mit Lufteinziehung gedacht werden kann und daher die Riechorgane der Insecten am Eingang in die Stigmen zu suchen seien.

Die ältern Forscher untersuchten nun Repräsentanten aus sämtlichen Ordnungen der Insecten, jedoch nicht im gleichen Maasse. Sie wählten vor allem erstens solche Arten, deren histologischer Bau eine möglichst leichte Untersuchung gestattete, zweitens aber solche, bei denen man nach ihrer Lebensweise vermuthen musste, dass sie mit besonders feinen Sinnesorganen ausgestattet seien. So schloss JOH. MÜLLER (2) mit Recht aus dem Zirpen der Grillen, dass diese Thiere mit besondern Hörorganen ausgestattet sein müssten. Andere Forscher, wie PIERRET (16), ERICHSON (4), SLATER (17), richteten ihre Untersuchungen auf die Bombyciden, deren Fühler schon äusserlich einen Geschlechtsdimorphismus zeigen und bei denen die Männchen auf grosse Entfernungen die Weibchen aufsuchen können. HAUSER (7) machte darauf aufmerksam, dass die gesteigerte Eiproductionsfähigkeit der Weibchen auch den Geruchssinn der Männchen steigern muss, indem das mit Eiern beschwerte Weibchen immer mehr auf Fliegen verzichten wird, wie es auch in der That bei einzelnen Arten, wie *Orgyia*, sogar die Flügel einbüsst und sein ganzes Leben auf derselben Stelle sitzen bleibt. Da muss dann der Geruchssinn der Männchen auf das Feinste ausgebildet werden, um die unbeweglichen Weibchen auffinden zu können. Diese einleuchtende Thatsache ist

aber nur wenig ausgebeutet worden, da gerade bei den Schmetterlingen wegen der Dicke und Festigkeit des Chitinkleides die Untersuchung ungemein erschwert wird.

So sind denn überhaupt, auch von den jüngern Forschern, die Sinnesorgane der Schmetterlinge wenig bearbeitet worden. Hauptsächlich haben sich mit ihnen LESPÈS (18), LEYDIG (5), HAUSER (7), REUTER (11), KRÄPELIN (9) und VOM RATH (12) beschäftigt, und es gelang diesen Autoren, die Sinnesorgane, welche sie besonders auf den Antennen und Palpen fanden, auch auf den Typus des Haares zurückzuführen. Da aber das Hauptkleid der Schmetterlinge aus Schuppen besteht und diese auch als modificirte Haare angesehen werden, glaubte schon VOM RATH, dass auch sie innervirt seien, und untersuchte sie darauf hin, ohne aber zu einem Resultat zu kommen. Gleichwohl war die Wahrscheinlichkeit der Innervirung der Schuppen sehr gross, und so nahm ich auf Anregung von Herrn Geheimrath WEISMANN die Untersuchungen wieder auf.

An dieser Stelle sei mir gestattet, Herrn Geheimrath WEISMANN für sein reges Interesse an meiner Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen, ebenso danke ich auch seinem Assistenten, Herrn Prof. HÄCKER, herzlich für die Rathschläge, mit denen er mich unterstützt hat.

2. Geschichtliches über den Bau der Schmetterlingsflügel.

Ich habe meine Untersuchungen vor allem auf die Schmetterlingsflügel erstreckt, da hier die Schuppen in der grössten Anzahl vorhanden und am vielseitigsten ausgebildet sind; auch sind die histologischen Einzelheiten des Flügels noch lange nicht erschöpfend ergründet. Lange Zeit wurde nämlich der ausgebildete Flügel der Schmetterlinge für ein todttes Gebilde gehalten. Noch in neuester Zeit nennt BOAS (19) in seiner Abhandlung über die Metamorphose der Insecten den Insectenflügel einen „todten Körperanhang“. Auch SEMPER (20), der die erste genauere Beschreibung der Entwicklung des Schmetterlingsflügels gegeben hat, spricht die Ansicht aus, dass die Hypodermiszellen im Verlauf des Puppenstadiums, nachdem sie das Chitin ausgeschieden haben, immer kleiner und kleiner werden, bis endlich im ausgebildeten Flügel keine Spur mehr von ihnen zu sehen ist. Trotz dieser Unrichtigkeit, wie wir später sehen werden, brachte aber doch seine Arbeit manches Neue. Er beschrieb die Schuppenbildungszellen als grosse, rundliche Zellen mit einem sehr grossen Kern und erklärte sie für Abkömmlinge der Hypodermiszellen. Die Haare, die sich auf dem Flügel finden, identificirte er mit den

Schuppen, da sie, wie er beobachtete, eine gleiche Bildungsweise haben. Ferner machte er auf die sogenannte Grundmembran aufmerksam, die sich am Grunde der Hypodermiszellen bildet, und suchte ihre Entstehung aus metamorphosirten Fettzellen nachzuweisen; endlich fand er auch einen Nerven in einem verhältnissmässig frühen Stadium des Flügels, ohne sich jedoch über dessen weiteres Schicksal oder seinen Zweck Rechenschaft abzulegen.

Die Arbeit von SPULER (21), die sich wieder mit diesem Gegenstand beschäftigte, beschrieb vor allem die Structur der Schuppen. Von den Haaren vermuthet SPULER, dass sie Sinnesorgane seien, und die Stacheln, die sich hin und wieder auf dem Flügel finden, hält er für Schutzapparate gegen das Nasswerden.

Seiner Arbeit folgte die ausführliche Schrift von MAYER (22): „The development of wing scales and their pigment in butterflies and moths“. Dieser Forscher gab eine genaue Beschreibung der Entwicklung des Schmetterlingsflügels. Auch er hielt die Schuppenbildungszellen für modificirte Hypodermiszellen und verfolgte ihre ganze Thätigkeit, die in der Ausbildung der Schuppe wurzelt, nach deren Vollendung sie, wie er glaubte, degeneriren. Ferner sah er, dass der Flügel auch im ausgebildeten Zustand noch die Hypodermiszellen enthielt, nachdem schon vorher WEISMANN (23) die lebendigen Elemente im erwachsenen Flügel nachgewiesen hatte.

MAYER's Schrift ist die letzte, die auf die histologischen Verhältnisse im Flügel eingeht, die andern, spätern Arbeiten, welche über die Schuppen der Schmetterlinge geschrieben sind, beschäftigen sich ausschliesslich mit ihrer Structur und der Ausbildung ihres Pigments, da man im Allgemeinen immer die Farbenbildung für den einzigen Zweck der Schuppen gehalten hat.

3. Conservierungsmethoden.

Bei meinen eigenen Untersuchungen wollte ich zunächst die neuen Nervenfärbemittel erproben, nämlich die GOLGI'sche Chromsilber- und die EHRLICH'sche Methylenblau-Methode, mit denen VOM RATH (12) bei den Krebsen ausgezeichnete Resultate erzielt hatte, konnte aber mit ihnen keine brauchbaren Präparate erhalten. Nach der Anwendung der Methylenblaumethode nämlich ist eine Ueberführung in das Paraffin mit grossen Schwierigkeiten verbunden, und man ist bei der Undurchsichtigkeit der Flügel durchaus auf Schnitte angewiesen. Das Einzige, was ich damit erreichte, war, dass ich innerhalb der Ader vom dem durchsichtigen Flügel einer *Macroglossa*

bombylifformis den Nerven constatiren und sogar eine Verzweigung desselben feststellen konnte, doch im Allgemeinen war die Blaufärbung sehr unzuverlässig. Die GOLGI'sche Silbermethode erwies sich aus einem andern Grunde als unbrauchbar: der Flügel der Schmetterlinge nämlich sinkt, wie bekannt, in wässrigen Flüssigkeiten nicht unter und nimmt, auch untergetaucht, kein Wasser an. Es liegt dies, wie ich glaube, daran, dass er über und über eingefettet ist, denn auch nach dem Abstreifen der Schuppen bildet sich beim Untertauchen des Flügels in eine wässrige Flüssigkeit stets eine Luftschicht um ihn herum. Nur bei der Anwendung von alkoholischen Lösungen findet dies nicht statt, und so habe ich auch meine besten Präparate von einem ausgewachsenen Flügel nach vorherigem Fixiren in Alcohol absolutus mit Beimischung von Eisessig (2 Theile Alkohol, 1 Theil Eisessig) erhalten oder nach Behandlung mit der GILSON'schen Flüssigkeit, die sich als am allervortheilhaftesten erwies. Um bestimmte, kleine Stellen des Flügels, besonders von den Adern, zu fixiren, war auch VOM RATH's Pikrinosmium-Platinchloridessigsäure nicht unzweckmässig.

Diese letztere Flüssigkeit sollte mir aber ausgezeichnete Resultate liefern, als ich von den ausgewachsenen Insecten zu den Puppen überging. In dem Puppenstadium nämlich nehmen die Flügel Wasser an, und so konnte ich sie, nachdem ich sie aus der Puppe herausgeschnitten hatte, was nicht mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist, da ihre Umrisse schon äusserlich leicht zu erkennen sind, in die VOM RATH'sche Lösung thun, wo ich sie 5 Stunden verweilen liess, dann sorgfältig mit 70proc. Alkohol auswusch und sie dann auf die bekannte Weise in das Paraffin überführte. Ich verwendete möglichst hartes Paraffin und liess die Puppenflügel 24 Stunden lang darin liegen, ausgebildete Flügel sogar 48 Stunden, da das Chitin in dem warmen Paraffin allmählich weich wird und so beim Schneiden nicht herausspringt. Die Schnitte sind alle auf $2\ \mu$ gemacht und mit BÖHMER'schen Hämatoxylin gefärbt. Ich dehnte meine Untersuchungen auf möglichst viele Schmetterlingsarten aus, doch erwiesen sich nicht alle als gleichmässig geeignet. Besonders bei den kleinern Schmetterlingen, wie den Lycäniden, sind die Verhältnisse so zart, dass man keinen nähern Einblick in die Structur der Zellen erhalten kann. Ich untersuchte verschiedene Papilioniden, Vanessen, Pieriden, Lycäniden, Sphingiden und Bombyciden, meine Hauptresultate erhielt ich bei *Saturnia pavonia*, ausserdem gelang es mir, auch von *Vanessa poly-*

chloros, *Pieris napi*, *Spilosoma urticae* und *Dasychira pudibunda* brauchbare Präparate anzufertigen.

4. Sinnesschuppen.

Ich gehe nunmehr zu einer Beschreibung meiner Befunde über. Dass in dem Flügel ein Nerv liegt, hatte, wie oben bemerkt, schon SEMPER (20) gesehen. Dieser Nerv tritt in ansehnlicher Dicke in der Flügel hinein, nimmt in allen Adern seinen Verlauf und liegt meist in unmittelbarer Nähe der einen Hypodermiszellenlage. Während der Nerv an der Wurzel des Flügels — mit einer unten zu besprechenden Ausnahme — unverzweigt ist, sieht man in seinem spätern Verlauf deutlich hin und wieder kleine Aestchen von ihm zu den Hypodermiszellen abgehen, die sich gegen das Ende des Flügels vermehren. Diese Seitenzweige setzen an eine besonders modificirte Zelle an, die auch mit Osmiumgemischen dunkel gefärbt wird, und diese sendet einen Ausläufer zu einer Schuppe, indem sie in einem Canal, der dem VOM RATH'schen „Porencanal“ entspricht, das Chitin durchbricht. Die innervirte Zelle, die mit der „Ganglienzelle“ der frühern Autoren, mit der „Sinneszelle“ VOM RATH's identisch sein dürfte, ist von lang ausgezogener Gestalt und enthält immer nur einen Kern. Diesen habe ich in der verschiedensten Weise modificirt gefunden, bald in gewöhnlicher, rundlicher Form, bald in nierenförmiger Gestalt, bald bis auf ein kleines Bläschen reducirt. Dass im Verlauf des Puppenlebens eine allmähliche Zurückbildung des Kerns erfolgt, kann ich aber nicht annehmen, denn ich habe auf demselben Schnitt oft die verschiedensten Stadien neben einander gesehen, auch konnte ich in den Sinneszellen eines ausgebildeten Flügels immer noch vollkommen normal gestaltete Kerne nachweisen.

In Fig. 1, Taf. 42, gebe ich ein Bild von einem Längsschnitt durch die Ader eines Puppenflügels von *Saturnia pavonia* kurz vor dem Ausschlüpfen. Wir sehen alle Elemente schon vollständig ausgebildet. Zu oberst liegt die gefaltete Chitinschicht (*ch*), in der die vollkommen ausgebildete und ausgefärbte Schuppe (*s*) liegt. Unter der Chitinschicht sehen wir die Hypodermis (*h*) mit ihren Kernen, in denen das Chromatin besonders stark in der Peripherie angeordnet ist. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind nicht zu sehen. Die dunklen, eckigen Punkte, welche unter der Hypodermis abgebildet sind, stellen Querschnitte durch die ausgezogenen Enden der Hypodermiszellen vor, wie sie schon MAYER (22) abgebildet hat. Dann

folgt der Nerv (*n*) mit seinen lang gestreckten Kernen und zwei Verzweigungen, von denen die eine die Sinneszelle (*sz*) mit ihrem bläschenförmigen Kern innerviert, die dann bis zur Schuppe ihren Fortsatz hinsendet.

In welcher Weise dieser an die Schuppe herantritt, habe ich in Fig. 2 abgebildet, die eine andere Stelle desselben Präparats darstellt. Man sieht hier wieder die gefaltete Chitinschicht, unter der die Hypodermiszellen liegen, die sich durch ihre lang gestreckte Form und grossen Kerne auszeichnen, auch sind hier die Zellgrenzen deutlich zu sehen. Die Gestalt der Hypodermiszellen wechselt überhaupt sehr häufig, oft im Verlauf derselben Ader. Auch bei diesem Bild ist die dunkel gefärbte Sinneszelle (*sz*) zu sehen, in der dieses Mal der Kern nicht hervortritt. Die Zelle zieht sich nach unten, d. h. nach dem Nerven zu, aus, der hier nicht zu sehen ist, nach oben zu verschmälert sie sich zu einem feinen, scharf umgrenzten Strang (*st*), der mit einer schüsselförmigen Erweiterung endigt, auf der die Schuppe sitzt. An der Stelle, wo die Zelle anfängt sich zu dem dünnen Strang auszuziehen, sieht man 2 dunkel gefärbte Punkte, die von einer knotenartigen Verdickung der als besondere Haut sich darstellenden Aussenzone der Hypodermiszellen herrühren. Zwischen diesem Wulst und der schüsselförmigen Erweiterung verläuft der Sinnesstrang (*st*) innerhalb des „Porencanals“ der frühern Autoren.

Einen Eintritt des Stranges in das Schuppeninnere selber habe ich nie beobachten können und halte einen solchen auch für eine Sinnesempfindung nicht für durchaus nöthig, da die Verbindung der Schuppe mit der schüsselförmigen Erweiterung des Sinneszellenstrangs ja eine durchaus innige ist. Ich stelle mir vor, dass die Schuppe durch Druck den Nerven reizt, und werde darauf später noch zurückkommen.

Im Allgemeinen entspricht die Schuppe durchaus den andern, schon lange bekannten Hautsinnesorganen der Insecten und ist als ein modificirtes Sinneshaar zu betrachten. Wie bei den übrigen Sinneshaaren, so sendet auch bei den Schuppen die zugehörige Sinneszelle einen distalen Fortsatz zu diesen selber, während ein proximaler Fortsatz nach dem Centralorgan ausgeht, wie es schon VOM RATH (12) in seinem Schema eines Hautsinnesorgans aufgestellt und abgebildet hat.

5. Drüsenschuppen.

Die hier beschriebenen Schuppeninnervirungen finden sich jedoch nicht auf dem ganzen Flügel. Ich machte schon oben darauf auf-

merksam, dass ich den Nerv nur in den Adern nachweisen konnte, und in der That habe ich ihn in den Flügelfeldern nirgends auffinden können. Man könnte vielleicht meinen, dass hier die Nervenverzweigungen so zart wären, dass sie mit unsern jetzigen Methoden nicht nachzuweisen sind, aber ich glaube nicht, dass der Nerv, der in der Ader in solcher ansehnlicher Dicke auftritt, in den Flügelfeldern sich mit einem Mal in die zartesten Fäden verwandelt. Ausserdem spricht aber noch etwas anderes gegen eine solche Annahme: das Aussehen der Schuppenzellen ist in den Flügelfeldern ein wesentlich anderes als in den Adern. Während wir nämlich in den Adern unter der Schuppe eine lang gestreckte Sinneszelle sahen, die sich durch ihre dunklere Färbung in Folge der Behandlung mit Osmiumsäure auszeichnete, so haben wir in den Flügelfeldern direct unter den Schuppen grosse, mit normalen Kernen versehene Zellen vor uns, deren Plasma-leib keinerlei Schwärzung aufweist. Diese Zellen unterscheiden sich von den übrigen Hypodermiszellen erstens durch ihre Grösse, zweitens aber dadurch, dass sie stets scharf gegen das Flügellumen abgegrenzt sind, während erstere sich gegen dasselbe in lange Plasmafäden ausziehen, die sich auch mit Osmiumsäure schwärzen. In den erwähnten Zellen bemerkt man nun (Fig. 3) eine scharf abgegrenzte „Vacuole“, die am Kern beginnt und sich innerhalb einer die Chitinschicht durchbrechenden Porenkanals bis an die Basis der Schuppe verfolgen lässt. Fig. 3 giebt ein solches Bild, welches wieder aus dem Puppenflügel von *Saturnia pavonia* kurz vor dem Ausschlüpfen genommen ist. Wir sehen an der Innenwand der gefalteten Cuticula die schwarzen, geschlungenen Plasmafortsätze (*pf*) der Hypodermiszellen und zwischen ihnen direct unter den Schuppen 2 grosse, flaschenförmige Zellen (*drz*), in deren halsartigen, im Porenkanal verlaufenden Fortsätzen sich die „Vacuolen“ vom Kern bis zur Schuppenbasis erstrecken.

Ich glaube nun, dass die „Vacuolen“ Zelleinschlüsse secretorischer Natur sind, oder mit andern Worten, ich vermute, dass die zu den Schuppen gehörigen Zellen Drüsenzellen sind.

Wir haben bei der Beschreibung der Conservierungsmethoden gesehen, dass der Schmetterlingsflügel kein Wasser annimmt, und haben das durch seine Einfettung zu erklären versucht. Es ist ja für den Schmetterling von höchster Wichtigkeit, dass sein Flügel eine Abwehr gegen das Wasser hat, denn sonst würde dieser sich selbst beim leisesten Regen mit Wasser vollsaugen und durch seine Schwere den Schmetterling zu Boden ziehen. Dass dies nicht geschieht, kann ich aus eigener Beobachtung bezeugen, denn ich habe einen Weissling

(*Pilris napi*) in ziemlich starkem Regen ungehindert fliegen sehen. Ich glaube also, dass es irgend eine fettige Substanz ist, welche den Lepidopterenflügel vor dem Nasswerden schützt.

Aus dem Verhalten der in Frage kommenden Zelleinschlüsse gegenüber den angewandten Reagentien konnte ich allerdings nicht den förmlichen Beweis ableiten, dass die Substanz derselben durch einen Fettkörper oder ein ätherisches Oel gebildet wird, wenn auch in einzelnen Fällen, so in dem in Fig. 4b abgebildeten, eine Schwärzung in Folge der Wirkung der Osmiumsäure hervortrat. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (Fig. 3, Fig. 4a, c, d) zeigten die Zelleinschlüsse keine Spur von Färbung, was auf eine theilweise Auslaugung durch die conservirenden Flüssigkeiten zurückzuführen ist.

Bezüglich des Verhaltens des Kerns der betreffenden Zellen ist noch zu erwähnen, dass derselbe keine regelmässige, kuglige oder ellipsoidische Gestalt zeigt, sondern, wie dies ja überhaupt in Drüsenzellen häufig der Fall ist, sich den Zelleinschlüssen in der verschiedensten Weise anschmiegt und demnach die mannigfaltigsten Gestalten zeigt, wie aus den Figg. 4a—d hervorgeht.

6. Drüsenhaare.

Es giebt noch eine Thatsache, die dafür spricht, dass ein Theil der Schuppenzellen aus Drüsenzellen besteht, nämlich die Thatsache, dass viele Schmetterlinge Duftschuppen haben. Durch die Arbeit von FRITZ MÜLLER ist uns bekannt geworden, dass es unter den brasilianischen Tagfaltern Arten giebt, die besonders gestaltete Schuppen besitzen, welche, wie er feststellte, einen specifischen Duft ausströmen, den MÜLLER (25) für ein geschlechtliches Reizmittel hielt. Wie sollte nun dieses Secret abgesondert werden, wenn nicht durch Drüsenzellen? Und da die Duftschuppen modificirte Schuppen sind, so ist es leicht, anzunehmen, dass das bei den andern Schuppen auftretende Secret sich bei ihnen in besonderer Weise umgebildet hat. Aber noch eins: KÖHLER (26) hat in seiner Arbeit: „Ueber die Duftschuppen der Gattung *Lycaena*“ nachgewiesen, dass die Duftschuppen der Lycäniden von haarförmigen Schuppen abstammen. Nun habe auch ich ganz besonders grosse, vacuolenreiche Zellen unter den auf dem Flügel befindlichen Haaren gesehen. Fig. 5 giebt uns ein solches Bild, welches wieder einen Schnitt durch den Puppenflügel von *Saturnia pavonia* kurz vor dem Ausschlüpfen darstellt. Wir sehen unter der Chitinschicht die langen Hypodermiszellen mit ihren ovalen Kernen, von denen die eine (*drz*) sich durch ihre Grösse, Vacuolisirung und durch

ihren grossen, runden Kern auszeichnet, in welchem das Chromatin wieder an der Peripherie besonders stark ausgebildet ist. Diese Zelle lässt sich deutlich bis zu dem Haar (*hr*) verfolgen, das sich von einer Schuppe durch seine längere, spitz ausgezogene Gestalt und das Fehlen der für die Schuppen charakteristischen Querbrücken auszeichnet. Ich habe an allen Haaren solche grosse Zellen gefunden und nie eine Spur von Innervirung. Schon bei schwacher Vergrösserung fallen beim Durchsehen der Präparate diese Zellen auf, und immer lässt sich nachweisen, dass sie mit einem solchen Haare in Verbindung stehen. Wir könnten nun diese Haare als den ersten Anfang von Duftschuppen betrachten, denn es ist ja bekannt, dass die männlichen Nachtschmetterlinge auf sehr grosse Entfernungen ihre Weibchen aufsuchen, so dass man diese letztern geradezu als Köder anwendet. Wie sollten die Männchen die Weibchen auffinden, wenn diese nicht einen spezifischen Geruch ausströmten? Dieser Geruch mag von solcher Feinheit sein, dass er für unsere Nase nicht wahrzunehmen ist, doch wir haben ja in der Einleitung gesehen, welche zarte Structur die Sinneswerkzeuge der Schmetterlinge besitzen, und es lässt sich von ihnen wohl annehmen, dass sie selbst die geringfügigsten Düfte zu empfinden im Stande sind.

Wir haben bisher nur den Puppenflügel berücksichtigt und wollen uns jetzt zum ausgebildeten Flügel wenden, um uns die Verhältnisse auch in ihm klar zu legen. Fig. 6 giebt ein combinirtes Bild von einem Längsschnitt durch eine Ader des ausgebildeten Flügels von *Saturnia pavonia* wieder. Das zu Grunde liegende Präparat war dem mit GILSON'scher Flüssigkeit conservirten Material entnommen und gab daher die Verbindung der Sinneszellen mit den Adernerven nicht so deutlich wieder, wie dies bei den mit Osmium behandelten Puppenflügeln der Fall ist. Im Interesse der Uebersichtlichkeit wurde indessen in Fig. 6 diese Verbindung etwas deutlicher dargestellt, als sie auf den GILSON-Präparaten hervortritt.

Wir sehen zu oberst die Cuticula (*ch*), die ohne scharfe Grenzen in die Hypodermiszellen (*h*) übergeht. Zwischen diesen sehen wir 4 Sinneszellen (*sz*), die den einen Fortsatz dem dicht unter der Hypodermis gelegenen Nerven zuschicken, mit dem andern Fortsatz das Chitin in einem Porencanal durchbrechen und an die Schuppen (*s*) herantreten. Ich habe die Lage der Sinneszellen der grössern Deutlichkeit des Bildes wegen etwas abgeändert: thatsächlich treten sie an die Chitinschicht in einem spitzern Winkel heran, als es auf der Figur ersichtlich ist.

Unter dem Nerven, der mit seinen langen Kernen und fibrillärer Structur sich auf den ersten Blick als solcher erweist, liegt die wohl ausgebildete Trachee (*t*). Ihr folgt der Hohlraum der Ader, der, wie schon SEMPER richtig erkannt hat, eine Fortsetzung der Leibeshöhle darstellt und deswegen mit Blutplasma und Leukocyten gefüllt ist. Letztere zeichnen sich durch ihre mannigfache Gestalt aus, was schon MAYER gesehen hat: bald sind sie rundlich, bald lang ausgezogen, bald spindelförmig. Nach unten schliesst der Hohlraum der Ader wieder mit einer Lage von Hypodermiszellen ab, die sich aber von der obern in so fern unterscheiden, als ihre gegen den Hohlraum der Ader gerichteten Abschnitte von einem lockern, protoplasmatischen Maschenwerk erfüllt sind. Die Kerne der Hypodermiszellen haben dasselbe Aussehen wie auf der entgegengesetzten Seite, nur bei den Schuppenzellen (*drz*) können wir einen Unterschied in so fern wahrnehmen, als hier die für die Drüsenzellen des Puppenflügels beschriebenen, durch den Druck der Zelleinschlüsse zu erklärenden Kernformen auftreten. Thatsächlich weist auch das Aussehen des Zellleibes darauf hin, dass wir es hier mit den im Puppenflügel gefundenen Drüsenzellen zu thun haben.

Oft finden wir übrigens in den Kernen derselben das Chromatin in der Mitte stark zusammengedrängt, wie bei der 2. Schuppe von rechts, ein Umstand, auf den ich noch später zurückkommen werde. Auf der nämlichen Seite der Ader sehen wir auch ein Haar (*hr*) mit der charakteristisch geformten grossen Zelle.

Mit dem Obigen will ich aber nicht behaupten, dass auf der obern Seite der Ader nur Sinnesschuppen, auf der untern nur Drüsen-schuppen liegen. Oft habe ich auch auf der untern Seite der Trachee einen Nerven wenigstens stückweis verfolgen können und ferner an den Schuppen derselben Seite Zellen gesehen, die in Gestalt und Färbung an Sinneszellen erinnerten. Es mag in der Lage der Sinnesschuppen kein bestimmtes Gesetz obwalten.

Vergleichen wir hier beiläufig die Verhältnisse des Puppenflügels mit dem ausgebildeten Flügel, so können wir uns leicht vorstellen, auf welche Weise das plötzliche Grosswerden des erst so kleinen Flügels stattfindet. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Flügeln beruht auf dem verschiedenen Verhalten der Chitinschicht. Während diese im Puppenflügel stark gefaltet ist, sehen wir sie im ausgebildeten Zustand gestreckt vor uns. Dass in dieser Streckung des vorher gefalteten Chitins das Hauptmoment zur Vergrösserung des Flügels gegeben ist, hat schon SEMPER gesehen, und derselbe Forscher hat auch

noch den zweiten Grund zur Flügelentfaltung angegeben, nämlich das Hineinströmen von Blut aus der Leibeshöhle in die Flügeladern. Dieses letztere Verhalten habe ich auch selbst nachweisen können, denn bei Schnitten durch Flügel, die eben gestreckt worden waren, habe ich immer die Adern prall mit Blutplasma und dicht gedrängten Leukocyten gefüllt gesehen. Die Streckung des Flügels geht in ganz kurzer Zeit, etwa in 10 Minuten vor sich. Der eben ausgeschlüpfte Schmetterling begiebt sich in eine Lage, in der er die Flügel herunterhängen kann, und pumpt dann das Blut in dieselben. Bei dieser schnellen Ausdehnung des Flügels ist ein Wachstum des Nerven, der auch im Puppenstadium nicht gefaltet ist, durch Zelltheilung unmöglich, und ich glaube daher, dass er nur gedehnt wird, wie denn auch beim ausgebildeten Flügelnerven die Kerne weiter aus einander liegen und länger ausgezogen sind als beim Nerven des Puppenflügels. Die Sinneszellen werden bei der Flügelstreckung aus ihrer senkrechten Einstellung zur Axe des Nerven in eine schräge gebracht.

7. Bildung der Drüsen- und Sinneszellen.

Es ist nun ferner von Interesse, zu erfahren, auf welche Weise sich sowohl die Sinneszellen als auch die Drüsenzellen bilden und ob sie von den Schuppenbildungszellen abstammen. MAYER (22) fand in den Schuppenbildungszellen von *Danaïx plexippus* etwa 4 Tage vor dem Ausschlüpfen schon eine grosse Veränderung. Er sah, dass das Chromatin zu soliden Ballen geschrumpft war, die sich mit den Farbstoffen tief färbten und innerhalb eines hellen Bläschens lagen. In einigen Zellen sah er eine amitotische Theilung des Kerns, die er als eine Degenerationerscheinung auslegte. Er glaubte, dass die Bildungszellen, nachdem sie die Bildung der Schuppe vollendet haben und nicht weiter in der Oekonomie des Insects nützlich sind, einer Degeneration unterliegen.

Wir werden ihm hierin Recht geben. Es ist kaum zu denken, dass eine Zelle, nachdem sie die anstrengende Leistung der Bildung einer Schuppe vollbracht hat, noch zu einer andern physiologischen Thätigkeit, wie es die Secernirung irgend welcher anderer Substanzen ist, Kraft hat. Noch weniger ist von vorn herein anzunehmen, dass eine Zelle, welche die Schuppenabsonderung bewirkt hat, zu einer specifischen Sinneszelle wird.

Diese Schlüsse werden durch meine Präparate bestätigt. Als ich durch die jüngern Puppenflügel von *Saturnia* Schnitte machte, in denen die Schuppen noch farblos waren, fielen mir immer zwei Zellen

in der Nähe einer jeden Schuppe auf, eine grosse und eine kleine. An vielen Stellen konnte ich nun deutlich sehen, dass beide Zellen mit der Schuppe in Verbindung standen. Von diesen Zellen hat die eine, die grosse, einen normal gestalteten, grossen Kern und ähnelt durchaus den Schuppenbildungszellen MAYER's. Die andere, kleinere, ist am Ende rundlich und dick, gegen die Schuppe aber spitz ausgezogen und enthält einen Kern, in dem das Chromatin in der Mitte des Kernraums concentrirt erscheint.

Auch die Kerne der undifferenzierten Hypodermiszellen zeigen ein ähnliches Verhalten, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise wie der Kern dieser kleinen Zelle. MAYER, der ein ähnliches Verhalten der Kerne, wie schon oben erwähnt, bei den Schuppenbildungszellen gesehen hat, hält es für eine Degenerationserscheinung, ich aber kann ihm darin nicht Recht geben. Ich glaube vielmehr, dass der Kern deswegen eine solche Gestalt annimmt, weil er in einer intensiven, physiologischen Thätigkeit, wie es etwa die Secernirung ist, begriffen ist und dabei auf die Fixierungsflüssigkeiten in der Weise reagirt, dass er sein Chromatin zusammenzieht. Diese Gestalt des Kerns erinnert nämlich auffallend an das Verhalten der Kerne in der Synapsiszone, z. B. in dem Hoden der Copepoden, wie es HÄCKER in seinem Lehrbuch über die Zelle beschreibt und auf fig. 61 abbildet. Bei diesen Kernen wird Niemand von einer Degeneration sprechen, im Gegentheile, sie sind in höchster, lebendiger Entwicklung begriffen.

Sehen wir uns nun unsere hierzu gehörige Fig. 7 an. In einer Faltung der Cuticula liegen unter der Hypodermissschicht die beiden, eben beschriebenen Zellen. Wir sehen deutlich den Zusammenhang mit der noch wenig ausgebildeten Schuppe und können auch in der kleinen Zelle (*drz*) das sonderbare Verhalten des Kerns constatiren.

Um uns nun über das weitere Schicksal der beiden Zellen klar zu werden, wenden wir uns nunmehr zu Fig. 8. Diese giebt uns einen Längsschnitt durch eine Flügelader von *Pieris napi*, bei welchem Schmetterling die Einzelheiten etwas anders liegen als bei der oben erwähnten *Saturnia pavonia*. Erstens fällt uns die sonderbar viereckige Faltung der Chitinschicht (*ch*) auf, dann aber haben wir es mit viel kleinern Verhältnissen zu thun als bei *Saturnia* (Fig. 1). Das Puppenstadium ist schon etwas vorgerückter als dasjenige, dem die Fig. 1 entstammt; die Schuppen sind schon der Vollendung nahe, wenn auch noch nicht ganz ausgefärbt. Wir sehen nun im Zusammenhang mit den Schuppen je eine mit einer Vacuole versehene Zelle, die mit der vorhin beschriebenen, kleinen Schuppenzelle (Fig. 7) eine

grosse Aehnlichkeit hat. Bei der rechten Schuppe ist der Kern der Zelle im Schnitt nicht getroffen. Unter dieser Zelle sehen wir eine grosse Zelle (*sbz*) liegen, die sich von den umgebenden Hypodermiszellen wohl unterscheidet, und diese spreche ich als die Schuppenbildungszelle an. Wir sehen sie hier schon wesentlich rückgebildet, was wir aus dem Grössenunterschied der beiden Zellen im Vergleich mit Fig. 7 schliessen können. Jeden Falls legt ein Vergleich dieser Figuren die Auffassung nahe, dass die Drüsenzelle nichts mit der ursprünglichen Schuppenbildungszelle zu thun hat, sondern mit jener zweiten, in frühern Entwicklungsstadien regelmässig neben der Schuppenbildungszelle gelegenen Zelle identisch ist.

Ausserdem können wir aber auf diesem Bild noch eine andere wichtige Thatsache erkennen; wir können nämlich ausser den eben beschriebenen Zellen noch die lang gestreckten Sinneszellen (*sz*) wahrnehmen, von denen die rechte einen deutlichen Kern aufweist, die linke sich bis zum Porencanal der Schuppe verfolgen lässt; auch lässt sich an ihrem der Schuppe abgekehrten Ende der Zusammenhang mit dem unter der Hypodermis liegenden Nerven (*n*) nachweisen. Hiermit ist erwiesen, dass auch die Sinneszelle der Schuppe nicht aus der Schuppenbildungszelle hervorgeht, und zweitens, dass sich bei *Pieris napi* Schuppen finden, die sowohl innervirt werden als auch eine Drüsenzelle besitzen. Warum sich dieser Schmetterling von *Saturnia* in solcher Weise unterscheidet, darüber lässt sich vor der Hand noch nichts sagen.

8. Sinnesstacheln.

Wir haben uns im Vorhergehenden über die Schuppen, Haare und deren Zellen Rechenschaft gegeben und wenden uns nun zu dem dritten chitinen Gebilde auf dem Flügel der Schmetterlinge, den Stacheln. Diese unterscheiden sich von den Haaren durch ihre Dicke, ihr gerades Auslaufen in eine derbe Spitze und ihre festere Vereinigung mit der Cuticula. Sie finden sich besonders am Flügelrand. Ich habe an ihrer Basis immer besonders grosse, von der Osmiumsäure dunkel gefärbte Zellen gesehen, die ich deswegen für Sinneszellen halte. Einen bestimmten Beweis kann ich aber nicht erbringen, denn bei der Seltenheit der Stacheln habe ich nie einen Zusammenhang ihrer Zellen mit dem Nerven nachweisen können. Es ist eben ein ausserordentlicher Zufall, wenn Nerv, Sinneszelle und chitinales Endorgan in derselben Schnittebene liegen, und auch bei den Schuppen,

die doch in so grosser Häufigkeit auftreten, ist ein solches Bild unter Tausenden von Schnitten vielleicht einmal zu erhalten.

9. Sinneskuppeln.

Sicherere Daten kann ich aber von einem andern Chitingebilde bringen, das ich in grösserer Anzahl in den Flügelrippen unregelmässig zerstreut gefunden habe. Es waren mir schon bei der Durchmusterung der Präparate mit schwacher Vergrösserung besonders grosse, runde Zellen aufgefallen, und bei Anwendung der Immersion konnte ich dann feststellen, dass diese Zellen immer mit je einem besondern Chitingebilde in Zusammenhang standen. Dieses letztere besteht aus einem dunklen Chitinring (Fig. 9a u. b *r*) und einer sich darüber wölbenden, zarten Chitinkuppel (Fig. 9a u. b *k*), an der ich nie eine Durchbohrung finden konnte. Unter der Kuppel lässt sich eine grosse Zelle nachweisen, die einen grossen, runden Kern mit peripherischer Anordnung des Chromatins und einem grossen Nucleolus hat und die einerseits mit dem Nerven in Zusammenhang steht, andererseits einen Fortsatz nach der Chitinkuppel hin sendet.

Der strangartige Fortsatz ist von verhältnissmässiger Länge und Dicke und scharf umgrenzt, auch konnte ich in ihm an der Stelle, wo er die Kuppel berührt, oft einen kleinen, schwarzen Strich wahrnehmen. Ein eigenthümliches Verhalten zeigt bei diesem Gebilde der Porencanal. Derselbe ist nicht so dünn wie bei den andern Zellen und auch nicht von dem Fortsatz der Zelle vollkommen ausgefüllt. Vielmehr zeigt er ein breites Lumen und lässt in seinem Innern rings um den eigentlichen Zellfortsatz eine zarte Streifung erkennen, über deren Natur, bezw. Zugehörigkeit zur Zelle nichts ausgesagt werden kann.

Diese streifige Substanz erstreckt sich übrigens auch noch weiter nach abwärts und bedeckt wie ein Mantel den Bauch der Zelle, so dass die letztere hier mit den benachbarten Hypodermiszellen nicht in directer Berührung steht.

Diese Verhältnisse lassen sich auf der beigegebenen Fig. 9, welche einen Längsschnitt durch die Adern eines der Vollendung nahen Puppenflügels von *Pieris napi* darstellt, leicht erkennen. Wir sehen den Querschnitt durch die dünne Kuppelmembran (*k*) und an ihren beiden Enden den durchschnittenen Chitinring (*r*), der sich durch dunklere Färbung auszeichnet. Von der Kuppelmembran zieht sich ein starker Strang bis zu der grossen, runden, zugehörigen Zelle (*sz*),

die in dem erwähnten Mantel (*m*) liegt und ein dunkel granuliertes Protoplasma aufweist.

Fig. 9b, welche einen Längsschnitt durch die Ader eines Puppenflügels von *Saturnia pavonia* kurz vor dem Ausschlüpfen darstellt, soll uns den Zusammenhang der Zelle mit dem Nerven zeigen.

Es ist im Wesentlichen dasselbe Bild wie Fig. 9a, nur dass man hier deutlich den Zusammenhang der Zelle mit dem starken Nerven (*n*) sieht. Hierdurch wird das ganze Gebilde in das VOM RATH'sche Schema eines Hautsinnesorgans eingereiht, denn wir haben auch hier eine Sinneszelle mit einem Fortsatz zum Nerven und einem andern zu einem Chitingebilde vor uns.

Um uns nun über die Deutung dieser Sinneskuppel klar zu werden, möchte ich auf die sogenannten Membrancanäle VOM RATH's, die aber schon lange vor ihm bekannt waren, verweisen. Auf den Fühlern der Lamellicornier, z. B. von *Melolontha*, finden sich nämlich nach den Untersuchungen von HAUSER, KRÄPELIN, VOM RATH und Andern kuppelförmige Membranen, die in der Mitte ein Härchen tragen, von dem ein protoplasmatischer Fortsatz zu einer Sinneszelle geht. Das Härchen kann die verschiedensten Grössenunterschiede haben und auch ganz rückgebildet werden. Wenn wir den letztern Fall annehmen, dann haben wir im Wesentlichen unsere Sinneskuppel vor uns, und die Aehnlichkeit zwischen dieser und der z. B. von HAUSER (7) in seiner Schrift: „Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insecten“ abgebildeten fig. 10 ist eine sehr grosse. HAUSER spricht nun dieses Organ von *Melolontha* als ein Geruchsorgan an, aber mit Recht macht KRÄPELIN darauf aufmerksam, dass es gewagt ist, eine mit vollkommen geschlossener Chitinmembran überspannte Höhle für die Geruchspception in Anspruch zu nehmen. Mehr Wahrscheinlichkeit hat wohl die Deutung des Organs als Hörorgan. VOM RATH (12) bildet einen Membrancanal von *Cetonia aurata* ab, bei dem statt der Chitinkuppel eine Chitinplatte sich vorfindet, die gelenkig mit der sie umgebenden Chitinschicht verbunden ist. Für dieses Gebilde ist eine Deutung als Hörorgan sehr nahe liegend, denn wir können uns gut vorstellen, dass die Membran durch ihre Schwingungen auf die Sinneszelle und ihren Nerven einwirkt. Wenn nun auch bei unserm Gebilde die Verhältnisse nicht so klar sind, da statt der Membran eine Kuppel vorhanden ist, so ist es doch möglich, eine Hörfunction anzunehmen, denn weil der nervöse Fortsatz der Sinneszelle so dicht an die Kuppel anstösst, müsste schon die geringste, durch die Luft herbeigeführte Erschütterung der Kuppel auf ihn ein-

wirken und auf diese Weise den Nerven reizen. Auch erhält der feste Chitinring die zarte Kuppel immer in der gehörigen Spannung.

Bei unsern Schmetterlingen finden sich die beschriebenen Sinneskuppeln zerstreut hin und wieder in den Adern des ganzen Flügels, jedoch sind sie an einer Stelle des Hinterflügels dicht an der Wurzel besonders zahlreich und in einer etwas abweichenden Form ausgebildet. Schon von andern Forschern ist etwas Aehnliches gesehen worden. HICKS (28) nämlich beschreibt an den Halteren der Fliegen ein Organ, das er auch in den andern Ordnungen der Insecten, also auch bei den Schmetterlingen fand, und deutet es als Geruchsorgan. Dieser Ansicht tritt auf das schroffste GRABER (8) gegenüber, der das Organ als ein chordotonales anspricht, dabei aber die Lepidopteren fast gar nicht berücksichtigt, da bei ihnen, wie er sagt, die Verhältnisse zu unklar liegen. P. MAYER (29) beschreibt die Organe, auch ohne Berücksichtigung der Schmetterlinge, als mit weiter Mündung nach aussen mündende Säcke, wobei aber die Mündung durch eine Chitinkapsel geschlossen ist, er hält sie nicht für chordotonal.

Ich selbst möchte mich der Ansicht GRABER's anschliessen, wenn ich auch von Otocysten, die er gefunden zu haben vorgiebt, nichts gesehen habe, indem ich mir auch hier die Sinnesempfindung in der oben beschriebenen Weise verlaufend denke.

In Fig. 10 gebe ich ein Bild dieses an der Flügelwurzel der Hinterflügel liegenden Organs, und zwar einen Längsschnitt durch eine Ader von dem ausgebildeten Hinterflügel von *Spilosoma urticae* ganz nahe an der Wurzel, in der VOM RATH'schen Flüssigkeit fixirt. Wir sehen unten den dicken Nerven (*n*) mit seinen langen Kernen. Dieser sendet Verzweigungen aus, die eine Anzahl grosser Zellen (*sz*) zu umspinnen scheinen, welche sich durch ihre grossen Kerne auszeichnen, die auch, wie oben, ein peripherisches Chromatin und einen Nucleolus aufweisen. Diese Zellen, die von der Osmiumsäure stark geschwärzt werden, senden einen langen Fortsatz zur Cuticula (*ch*), welche an diesen Stellen aus 2 Lagen besteht, einer dunklen äussern und einer hellen innern. Die äussere Chitinschicht bildet über jeder Sinneszelle eine dicke Kuppel (*k*), die einen von der hellen Chitinschicht ausgekleideten Porencanal bedeckt. Durch den ganzen Porencanal zieht sich ein Fortsatz der Zelle, der sich bis an die helle Chitinschicht verfolgen lässt.

10. Bedeutung der Schuppen.

Zum Schluss sei mir gestattet, noch einmal auf die Schuppen zurückzukommen, um auch über deren Function einige Vermuthungen

aufzustellen. Wir haben gesehen, dass ein Theil der Schuppen Sinneszellen, der andere Drüsenzellen besitzt, und glaubten daher die einen Schuppen als Sinnesorgane, die andern als secernirende Gebilde ansprechen zu dürfen. Doch hat auch die Möglichkeit, dass alle Schuppen innervirt seien, vieles für sich, wenn wir erstens an die gleiche Structur, die alle Schuppen besitzen, denken, zweitens aber an den Fall, der uns bei *Pieris napi* begegnete, nämlich dass bei diesem Schmetterling die Drüsenuppen zugleich Sinneszellen besitzen.

Welche Sinnesempfindungen aber vermitteln die Schuppen? Dass der Flügel überhaupt empfindet, kann man schon aus den fortgesetzten Flügelbewegungen vieler Schmetterlinge beim Sitzen schliessen, auch kann man sich leicht davon überzeugen, wenn man eine Ader des Flügels durchschneidet und auf das augenblickliche Zusammenzucken des Thieres achtet. Welcher Empfindung aber dienen die Schuppen?

Eine Geruchsthätigkeit ist wohl von vorn herein auszuschliessen, denn wir haben gesehen, dass der Nerv nicht in die Schuppe hineintritt und an keiner Stelle mit der Aussenwelt communicirt. Ein so starres Gebilde, wie die Schuppe, kann keine Gerüche percipiren.

Mehr Wahrscheinlichkeit hat schon die Hörthätigkeit der Schuppen für sich, denn man kann sich gut vorstellen, dass die Schuppe, die ja mit der Chitinschicht gelenkig verbunden ist, durch den Schall in Schwingungen versetzt wird und dadurch den eng mit ihr verbundenen Strang der Sinneszelle, damit also auch den Nerven, reizt. Auch könnte man die flächenhafte Ausbildung der Schuppe für diese Theorie ins Feld führen, aber gerade dieses lässt noch eine andere Deutung annehmbar erscheinen. Man könnte nämlich auch vermuthen, dass die Schuppen den Schmetterling über die Windrichtung orientiren, was ja für ihn von grosser Wichtigkeit ist.

Ebenso hat viel eine Tastempfindung der Schuppen für sich, nicht ein Tasten an feste Körper, sondern ein Tasten an die Luft, indem nämlich die Schuppen den Schmetterling über das Maass der angewandten Kraft, mit der er die Luft mit Hülfe seiner Flügel schlägt, belehren. Es würde also auf diese Weise die comprimirt Luft auf die Schuppen einwirken. Eine andere Möglichkeit wäre es auch, eine Sinnesthätigkeit anzunehmen, wie wir sie bei den Fledermäusen finden, welche bei schnellstem Flug mit ihren auf dem Flügel vertheilten Sinnesorganen Gegenstände, noch ehe sie dieselben berühren, wahrnehmen und vermeiden können. Dieses würde besonders für die Abend- und Nachtschmetterlinge in Betracht kommen, von denen sich viele durch einen reissenden Flug bei vollkommener Dunkelheit auszeichnen.

Was die alten, von LEHMANN für die Fühler schon ausgesprochenen Ansichten betrifft, dass die Insecten Organe haben, um die Luft auf ihre meteorologischen Verhältnisse, insbesondere ihren Feuchtigkeitsgehalt zu prüfen, so lässt sich darüber nichts Sicheres sagen. Vielleicht würde es zur Entscheidung aller dieser Fragen jetzt beitragen, wenn auf Grund der eben dargelegten histologischen Thatsachen die experimentelle Untersuchung wieder einsetzen würde.

Literaturverzeichnis.

- 1) LEHMANN, De sensibus externis animalium exsanguium, Göttingen 1798.
 —, De antennis insectorum dissertatio prior, fabricam antennarum describens, Hamburgi 1799.
 —, De antennis insectorum dissertatio posterior, usum antennarum recensens, Hamburgi 1800.
- 2) MÜLLER, JOH., Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes.
- 3) v. SIEBOLD, Ueber die Stimm- und Hörorgane der Orthopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 10, V. 1.
- 4) ERICHSON, De fabrica et usu antennarum in insectis, Berolini 1847.
- 5) LEYDIG, Ueber Geruchs- und Hörorgane der Krebse und Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
- 6) WOLFF, Das Riechorgan an der Biene, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 38.
- 7) HAUSER, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 34.
- 8) GRABER, Ueber neue otocystenartige Sinnesorgane der Insecten, in: Arch. mikr. Anat., V. 16, 1879.
- 9) KRÄPELIN, Ueber die Geruchsorgane der Gliederthiere, in: Osterprogramm Realschule Johanneum, Hamburg 1883.
- 10) WILL, Das Geschmacksorgan der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885.
- 11) REUTER, E., Ueber die Palpen der Rhopaloceren, in: Act. Soc. Sc. Fennicae, V. 22, 1896.
- 12) VOM RATH, O., Ueber die Hautsinnesorgane der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 46.
 —, Zur Conservirungstechnik, in: Anat. Anz., V. 11, No. 9, 1895.
 —, Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., V. 9, Heft 2.
- 13) COMPARETTI, De aure interna comparata, Patavii 1789.
- 14) BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Berlin 1832—1855, V. 1.

- 15) REIMARUS, Ueber die Triebe der Thiere, 1760.
- 16) PIERRE, Sur les antennes des Insectes, in: Ann. Soc. entomol. France, V. 10, 1841.
- 17) SLATER, Ueber die Function der Antennen bei den Insecten, in: FRORIEP, Notizen, V. 3, 1848, No. 155.
- 18) LESPÈS, Mémoire sur l'appareil auditif des Insectes, in: Ann. Sc. nat., (sér. 4) Zool., V. 9, 1858.
- 19) BOAS, Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insecten, in: Zool. Jahrb., V. 12, Syst. 1899.
- 20) SEMPER, Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 8, 1857.
- 21) SPULER, Beitrag zur Kenntniss des feinern Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung des Schmetterlings, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat., 1895.
- 22) MAYER, The development of the wingscales and their pigment in butterflies and moths, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 29, No. 5.
- 23) WEISMANN, Ueber Duftschnuppen, in: Zool. Anz., 1878.
- 24) KORSCHULT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1889.
- 25) MÜLLER, FRITZ, Ueber Haarpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge, in: Jena. Z. Naturw., V. 11, 1877.
- 26) KÖHLER, Die Duftschnuppen der Gattung *Lycaena*, auf ihre Phylogenie hin untersucht, in: Zool. Jahrb., V. 13, Syst., 1900.
- 27) HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena.
- 28) HICKS, On a new structure in the antennae of Insects, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., V. 22, 1857. (War mir leider nur im Auszuge zugänglich.)
- 29) MAYER, PAUL, Zur Lehre von den Sinnesorganen der Insecten, in: Zool. Anz., Jg. 2, No. 25, 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 42.

Die Zeichnungen habe ich mit Hülfe des ABBE'schen Zeichenapparats von ZEISS angefertigt; sie sind 535mal vergrössert. Zum Mikroskopiren gebrauchte ich die homogene apochromatische Immersion von ZEISS.

Die Buchstaben haben überall folgende Bedeutung:

<i>ch</i> Chitinschicht	<i>pf</i> Plasmafortsätze der Hypodermiszellen
<i>drz</i> Drüsenzelle	
<i>h</i> Hypodermis	<i>r</i> Chitinring
<i>hr</i> Haar	<i>s</i> Schuppe
<i>k</i> Kuppel	<i>s'</i> Sinneszellenstrang
<i>m</i> Mantel	<i>sbz</i> Schuppenbildungszelle
<i>n</i> Nerv	<i>sz</i> Sinneszelle
	<i>t</i> Trachee

Fig. 1. Längsschnitt durch die Ader eines Puppenflügels von *Saturnia pavonia* kurz vor dem Ausschlüpfen.

Fig. 2. Ebenso.

Fig. 3. Längsschnitt durch das Flügellumen eines Puppenflügels von *Sat. pav.* kurz vor dem Ausschlüpfen.

Fig. 4. Schuppenzellen aus demselben Präparat.

Fig. 5. Haar aus demselben Präparat.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Ader eines ausgewachsenen Flügels von *Sat. pav.*

Fig. 7. Schnitt durch einen jungen Flügel von *Sat. pav.*

Fig. 8. Längsschnitt durch die Ader eines ziemlich weit entwickelten Flügels von *Pieris napi*.

Fig. 9a. Bild aus dem Puppenflügel von *Pieris napi*.

Fig. 9b. Bild aus dem Puppenflügel von *Sat. pav.*

Fig. 10. Längsschnitt durch die Ader eines ausgebildeten Flügels von *Spilosoma urticae* nahe an der Wurzel.

Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei.

Von

Alexander Petrunkevitch aus Moskau (Russland).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel 43—46 und 1 Textfigur.

Einleitung.

Die grosse Bedeutung der Eireifungserscheinungen für die Vererbung ist wohl seit den grundlegenden Untersuchungen des letzten Jahrzehnts ausser jeden Zweifel gestellt. Die zuerst von WEISMANN aufgestellte Forderung einer Reductionstheilung bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers hat sich für weite Gebiete als richtig erwiesen. Um so mehr forderten eine Erklärung die Reifungserscheinungen bei parthenogenetischen Eiern, denn das von WEISMANN für eine Reihe von Thieren begründete „Zahlengesetz der Richtungskörper“ ist zwar bei normaler Parthenogenese richtig, nicht aber überall zutreffend bei facultativer Parthenogenese.

Es wurde nämlich zuerst von PLATNER für die parthenogenetischen Eier von *Liparis dispar* festgestellt, „dass hier wie in den befruchteten zwei Richtungskerne gebildet werden“. Diese Beobachtung wurde von BLOCHMANN für die Bienen und von HENKING für verschiedene andere Insecten bestätigt. Allerdings gelten diese Befunde nur für diejenigen parthenogenetischen Eier, aus denen sich Männchen entwickeln; „die zu Weibchen sich entwickelnden Eier bilden einen Richtungskörper“ (BLOCHMANN). Es blieb aber immer unklar, auf welche Weise die durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers auf die Hälfte reducirte Chromosomenzahl in den unbefruchteten Eiern wieder hergestellt wird. Zwar wurde von BRAUER für die parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* eine Befruchtung des Eikerns durch das zweite Richtungkörperchen nachgewiesen und somit wenigstens für eine Form die Schwierigkeit beseitigt, mit der eine theoretische Erklärung der Reductionstheilung bei unbefruchteten Eiern zu

rechnen hat. Dem gegenüber stehen aber die ältern Angaben von HENKING, der bei verschiedenen parthenogenetisch sich entwickelnden Insecteneiern die Verdopplung der Chromosomenzahl im Eikern beobachten konnte, ohne jede Theilnahme der Richtungskörper, die noch in spätern Furchungsstadien immer gut zu sehen waren. Viele von diesen Untersuchungen waren aber an solchen Insecten gemacht, die nur künstlich zum Ablegen von unbefruchteten Eiern gebracht wurden, und es lag immerhin die Vermuthung nahe, dass dieselben sich gar nicht entwickeln, was HENKING selbst für *Lasius niger* zugiebt. Wichtiger noch in theoretischer Beziehung sind die Arbeiten von BLOCHMANN an den Bieneneyern, da man seit den Untersuchungen von LEUCKART und v. SIEBOLD allgemein annahm, dass die Drohnen sich aus unbefruchteten Eiern entwickeln.

Unterdessen hat in den letzten Jahren der Bienenzüchter F. DICKEL in Darmstadt auf Grund seiner Beobachtungen und Experimente am Bienenstock die alte Theorie von DZIERZON von der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen verworfen und durch eine „neue Theorie“ ersetzt, nach der auch die Drohneneier von der Königin befruchtet werden. DICKEL glaubt diese Thatsache dadurch bewiesen zu haben, dass er aus Drohneneiern, durch Uebertragung derselben in Arbeiterinnenzellen, Arbeiterinnen und umgekehrt erzielen konnte. Die Frage forderte also dringende Nachuntersuchung. Wäre die Anwesenheit von Sperma im Drohnenei nachgewiesen, so würde auch die Bildung zweier Richtungskörper in denselben begreiflich gemacht werden. Diese Arbeit hat auf Anregung von WEISMANN Dr. PAULCKE übernommen, und er ist zu dem Schluss gekommen, dass die Drohneneier, trotz den Behauptungen von DICKEL, thatsächlich unbefruchtet sind. Durch neue Experimente von DICKEL tauchten aber wieder einige Bedenken an der Richtigkeit dieser Befunde auf, und so kam es dazu, dass ich auf Wunsch des Herrn Geheimrath WEISMANN die Sache einer neuen Untersuchung unterworfen habe.

Zuerst war es nochmals zu prüfen, ob die Drohneneier wirklich unbefruchtet sind.

Angenommen, dass die Untersuchung die Theorie von DZIERZON bestätigen würde, müsste man einen Beweis dafür liefern, dass im Drohnenei die Bildung des zweiten Richtungskörpers mit einer Reduction der Chromosomenzahl verläuft.

Wäre dann die Reduction bewiesen, so müsste man noch feststellen, ob nicht der zweite Richtungskörper nach dem von BRAUER

für *Artemia salina* beschriebenen Modus den Eikern nachträglich befruchtet.

Wäre das nicht der Fall, so bliebe noch zu entscheiden, auf welche Weise die Zahl der Chromosomen im Eikern verdoppelt wird.

Demgemäss zerfällt meine Arbeit in drei Theile:

- 1) Beweise für die parthenogenetische Entstehung der Drohneneier.
- 2) Die Eireifung.
- 3) Das Schicksal der Richtungskörper in befruchteten und unbefruchteten Bienenaiern.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geheimrath WEISMANN sowie Herrn Prof. HACKER, für die freundliche Anleitung während der vorliegenden Arbeit meinen innigsten Dank auszudrücken.

Methoden.

Die ausserordentlich rasche Entwicklung und die grosse Zartheit der Bienenaierefordern besondere Methoden, um die nöthigen Stadien in genügender Menge zu erhalten. Wie wir weiter sehen werden, spielt sich der ganze Process der Eireifung in ca. 30 Minuten ab. Man kann also die Eier nicht aus denjenigen Waben nehmen, deren Zellen schon im Bienenstock „bestiftet“ waren. Vielmehr muss man eine entsprechende Wabe mit der Königin aus dem Stock herausnehmen und der Sonne zukehren. Dann beginnt die Königin die Eier abzulegen, und nun nimmt man diese mit einer am spitzen Ende gekrümmten Stecknadel vorsichtig aus den Zellen heraus und bringt sie in die Conservirungsflüssigkeit. Es ist selbstverständlich, dass solches Verfahren grosse praktische Kenntnisse voraussetzt und einem nicht Eingeweihten unzugänglich ist. Um diesen Schwierigkeiten vorzubeugen, habe ich mich an den bekannten Bienenzüchter in Darmstadt, Herrn DICKEL, gewendet, dessen Freundlichkeit und Zuvorkommen ich mein ganzes Material verdanke.

Auch die Wahl einer passenden Conservirungsflüssigkeit ist von Wichtigkeit. Die Eier werden von den meisten und am öftesten vorgeschlagenen Gemischen, wie dem von FLEMMING, HERMANN, VOM RATH u. A., gar nicht benetzt und schwimmen lange Zeit auf ihrer Oberfläche, so dass das Ei sich weiter entwickeln kann. Deshalb sind Alkohol enthaltende Fixirungsmittel zu empfehlen. Mein gesamntes Material wurde mit der Flüssigkeit von GILSON fixirt, der ich folgende Modification gegeben habe:

Aq. destill.	300 ccm
Alkohol absol.	200 „
Acid. acet. glaciale	90 „
Acid. nitric. pur.	10 „
Sublim. corros. bis zur Sättigung.	

Die Flüssigkeit muss einen schönen Aldehydgeruch besitzen und vor directem Sonnenlicht geschützt werden. Die Dauer der Einwirkung kann zwischen 6 und 36 Stunden schwanken. Bei längerem Verweilen in ihr werden die Structuren geschädigt. Gewöhnlich wurden die Eier 24 Stunden in diesem Gemisch gehalten und kamen dann in 70-proc. Alkohol, dem etwas Tinctura iodi zugesetzt war. Wasser ist zu vermeiden. Weitere Behandlung wie bei allen Sublimatmethoden.

Diese Flüssigkeit hat vor den andern den Vorthail, dass sie sehr rasch eindringt und somit das weitere Entwickeln der Eier verhindert. Sie fixirt sehr naturgetreu das Chromatin und das Plasma und erlaubt alle möglichen Färbungen. Unter den letztern wurden hauptsächlich gebraucht Hämatoxylin nach BÖHMER und DELAFIELD, Hämatein und Saffranin. Da aber die ungefärbten Eier im Paraffin nicht mehr zu sehen sind, so wurden sie vorgefärbt, wozu sich am besten Parakarmin bewährte. Die Eier wurden in lückenlose Schnittserien zerlegt und mit Eiweissglycerin an den Objectträger fest geklebt. Das Vorfärben störte das eigentliche Färben der Schnitte nicht. Die Dicke der Schnitte beträgt meistens 5 μ . Es wurden sowohl sagittale als frontale Längsschnitte angelegt. Die weiter zu besprechende Form der Eier erlaubt ein sehr genaues Orientiren.

I. Beweise für die parthenogenetische Entstehung der Drohnen.

Die Lehre von der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen ist, wie gesagt, zuerst von DZIERZON¹⁾ begründet. DZIERZON ging von der Thatsache aus, dass in entweiselten Völkern die Arbeiterinnen sich oft zur Eiablage bringen lassen und die aus diesen Eiern entstandenen Larven sich immer zu Drohnen entwickeln. Da aber die Arbeiterinnen durch den anatomischen Bau ihrer Geschlechtsorgane von einer Begattung ausgeschlossen sind²⁾, so hat DZIERZON daraus

1) in: Bienenzeitung, herausgegeben von Dr. C. BARTH und Seminarlehrer A. SCHMID in Eichstädt, Jg. 1, 1845. — Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes oder neue Art der Bienenzucht mit dem günstigsten Erfolg angewendet und dargestellt von DZIERZON, 2. Aufl., 1849.

2) Meines Wissens ist dies noch nie geprüft, sondern nur von allen auf Grund der Imkerbeobachtungen angenommen worden.

den Schluss gezogen, dass auch die von der Königin abgelegten Drohneneier unbefruchtet sind. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprach auch die Thatsache, dass, wenn man eine junge Königin durch Abschneiden der Flügel an der Begattung verhindert — ein Experiment, welches zuerst BESSELS¹⁾ gemacht hat — dieselbe nur Drohneneier ablegen kann. Auch die Vermuthung, dass das Geschlecht schon im Ovarialei bestimmt sei, wird durch dieses Experiment vollkommen ausgeschlossen, denn es ist allgemein bekannt, dass eine junge, begattete Königin Anfangs nur befruchtete Eier ablegt, die sich zu Arbeiterinnen entwickeln. Es entstehen also in obigem Fall die Drohnen aus denselben Eiern, die sich zu Arbeiterinnen entwickelt hätten, wenn die Königin begattet wäre. Es musste also angenommen werden, dass die normal begattete Königin „nach ihrem eigenen Willen“ befruchtete oder unbefruchtete Eier ablegen kann. Die Frage war so wichtig und die Experimente von DZIERZON und BESSELS so schlagend, dass v. SIEBOLD²⁾ die Bieneneier der Königin einer mikroskopischen Untersuchung unterworfen hat. Er hat zu diesem Zweck den Bienenzüchter v. BERLEPSCH in Seebach besucht und an Ort und Stelle Eier aus Arbeiterinnen- und Drohnenzellen durch Zerquetschen zwischen zwei Gläschen auf das Vorhandensein von Spermafäden untersucht. Das Resultat dieser Untersuchungen war folgendes: unter 52 weiblichen Bieneneiern wurde in 30 Eiern die Anwesenheit von Samenfäden constatirt, „an denen sich in 3 Eiern sogar noch Bewegungen wahrnehmen liessen“. Dagegen fand v. SIEBOLD in 27 Drohneneiern „weder äusserlich noch innerlich einen Samenfaden“. Leider war das Alter dieser Drohneneier unbekannt; v. SIEBOLD selbst rechnet sie „als ohngefähr 12 Stunden alt“, und das ist der Grund, warum wir jetzt diesen Theil seiner Untersuchungen als nicht beweisend betrachten müssen.

Andrerseits hat LEUCKART das Receptaculum seminis vieler Königinnen anatomisch und mikroskopisch untersucht. Im muskulösen Sphincter des Ausführungsgangs des Receptaculums hat LEUCKART den Apparat gefunden, der das Austreten von Sperma verhindern oder zulassen kann, denn das Receptaculum seminis, welches selbst einer muskulösen Schicht entbehrt, ist von Sperma so prall gefüllt, dass es durch die Elasticität seiner Wände die Samenflüssigkeit immer aus-

1) E. BESSELS, Die LANDOIS'sche Theorie widerlegt durch das Experiment, in: Z. wiss. Zool., V. 18, 1868.

2) v. SIEBOLD, CARL THEODOR ERNST, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig 1856.

treten lässt, wenn der Sphincter nicht stark genug contrahirt ist. Durch die Annahme von verschiedenen Störungen, sei es im anatomischen Bau des Receptaculumstiels oder in der Leistungsfähigkeit der betreffenden Nerven, wird auch auf einfache Weise erklärt, warum einige Königinnen Drohneneier abzulegen unfähig sind ¹⁾).

Diese Thatsachen schienen so fest begründet zu sein, dass z. B. BLOCHMANN in seinen oben erwähnten Arbeiten die parthenogenetische Entstehung der Drohnen als sichere Grundlage für weitere Untersuchungen betrachten konnte, ohne die Frage einer neuen Prüfung zu unterwerfen.

Indessen begann schon LEUCKART selbst, als in den letzten Jahren DICKEL durch einige Experimente die Richtigkeit der DZIERZON'schen Theorie zu erschüttern schien, einige Bedenken zu tragen, was man aus seinem Brief an DICKEL ersehen kann ²⁾. Dadurch ermuntert, fuhr DICKEL fort, seine „neue Theorie“ zu begründen, und hat durch viele in verschiedenen Bienenzeitungen veröffentlichte Experimente nicht nur eine ganze Reihe von Imkern auf seine Seite gezogen, sondern auch unter den Zoologen den Glauben an die DZIERZON'sche Theorie stark erschüttert. Die Theorie von DICKEL kann in folgenden kurzen Sätzen zusammengefasst werden:

- 1) Die Königin legt nur befruchtete Eier.
- 2) Das Geschlecht wird von den Arbeiterinnen bestimmt, indem sie die Eier mit verschiedenem Speichel bespeicheln.
- 3) Die aus unbefruchteten Eiern entstandenen Drohnen sind fortpflanzungsunfähig (einerlei ob sie von Arbeiterinnen oder von einer unbegatteten Königin abstammen) und sind deshalb als falsche Drohnen zu bezeichnen.

Als ich nun im Frühjahr 1900, im Vertrauen auf die inzwischen so sehr verbesserten mikroskopischen Methoden und Instrumente, zur Untersuchung der Bieneneneier ging, konnte ich trotz aller Bemühungen kein Sperma in den Drohneneiern finden. Dagegen beobachtete ich schon bei 370facher Vergrößerung sehr schön das Sperma in den Eiern, welche den Arbeiterinnenzellen entnommen sind. Allerdings kann man den Spermakern erst dann sehen, wenn er schon eine Strahlung um sich gebildet hat. Diese Strahlung tritt schon zu Ende

1) GROBBEN, CARL, Ueber eine Bienenkönigin, welche unfähig war, Drohneneier abzulegen, in: Verh. zool.-botan. Ges. Wien, 1895.

2) in: Nördl. Bienenzeitung, Jg. 54, 1. April 1898.

der Bildung des ersten Richtungskörpers auf, erreicht aber erst bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers ihre grössten Dimensionen (Fig. 2 *Sp*) und kann bis zur Copulation der Pronuclei verfolgt werden. Ich kann auch die Beobachtungen von BLOCHMANN über die Polyspermie bei den Bieneneiern bestätigen. Oft sieht man 2—3 Spermastrahlungen. Ja, ich habe ein Präparat, wo auf einem Schnitt 4 Strahlungen mit Samenfäden zu sehen sind; das betreffende Ei hat im Ganzen 7 Spermatozoen aufgenommen. Dagegen kann der Spermakern ohne Strahlung bei seiner verhältnissmässig sehr kleinen Grösse fast nie oder nur durch glücklichen Zufall gesehen werden, wenn er nämlich der ganzen Länge nach auf dem Schnitt liegt und nicht quer durchschnitten ist. Das ist der Grund, warum ich bei den jüngsten Stadien der Eireifung nicht in allen befruchteten Eiern das Sperma finden konnte.

Das Fehlen des Spermas im Drohnenei wäre allerdings nur ein negatives Resultat, wenn mir DICKEL selbst bei dieser Gelegenheit nicht geholfen hätte. Von dem Resultat meiner Untersuchungen unterrichtet, aber mehr an der Exactheit der mikroskopischen Technik als seiner Experimente zweifelnd, wollte DICKEL mich einer Prüfung unterwerfen und hat mir 2 Gläschen mit Bieneneiern geschickt, aber die Etiketten auf denselben vertauscht, so dass ich ohne mein Wissen Drohneneier statt befruchteter, und umgekehrt, untersuchen musste. Jetzt ergaben nur die als Drohneneier falsch bezeichneten Eier eine deutliche Strahlung, und auf meine Anfrage musste DICKEL seine abschließliche Vertauschung der Etiketten bestätigen.

Damit wäre eigentlich die parthenogenetische Entstehung der Drohnen bewiesen. Aber DICKEL hat mir persönlich die Vermuthung ausgedrückt, dass ich das Sperma vielleicht deshalb in den Drohneneiern nicht gesehen habe, weil es hier keine Strahlung bildet, was seiner Meinung nach von einer andern Bespeichelung abhängt, als sie für die aus Arbeiterinnenzellen stammenden Eier stattfindet.

So unwahrscheinlich diese Vermuthung auch war, sie konnte doch nicht direct verneint werden. Deshalb habe ich einige Eier untersucht, die DICKEL als „sicher von den Arbeiterinnen unberührt“ bezeichnet hat. Leider waren alle diese Eier etwas zu jung für eine volle Entwicklung der Strahlung, nämlich erst im Stadium der ersten Richtungsspindel. Die Strahlung war aber trotzdem in 5 Eiern unter 20 sehr deutlich zu sehen, und ich glaube, diese Zahl genügt vollkommen, um mit Sicherheit zu sagen, dass die „Bespeichelung“, wenn

eine solche überhaupt von den Arbeitsbienen vorgenommen wird, keine Wirkung auf die Strahlung ausübt. Das hat auch DICKEL anerkannt, und nun giebt er der Vermuthung Raum, dass nicht das Ei selbst, sondern die Zelle, in welche es abgesetzt wird, von den Arbeiterinnen bespichelt wird. Deshalb glaubt jetzt DICKEL, dass die von ihm als „sicher von den Arbeitsbienen unberührt“ bezeichneten Eier eigentlich schon im Moment, wo sie von der Königin in die Zellen abgesetzt werden, durch den in den Zellen vorhandenen Speichel schon bespichelt sind. Diese Vermuthung wird aber durch Folgendes widerlegt:

1) Das Ei wird mit dem hintern, vegetativen Pol an den Boden der Zelle fest geklebt. Das Ei selbst steht frei in der Luft, und der Speichel hätte also den langen Weg vom vegetativen Pol bis zum animalen, wo sich der ganze Process der Eireifung abspielt, zurückzulegen. Die angeblich unberührten Eier, von denen ich oben gesprochen habe, wurden aber den Zellen fast im selben Augenblick entnommen, wo sie die Königin abgesetzt hatte. Aus den Beobachtungen über den Fortschritt der Eiweissfällung im Ei, wenn es in die Conservirungsflüssigkeit gebracht ist, was an der Trübung des früher durchsichtigen Plasmas zu erkennen ist, kann ich aber schliessen, dass eine gut messbare Zeit verfliesst, ehe das ganze Ei von irgend einer Flüssigkeit durchdrungen ist, sogar wenn dieselbe das Ei von allen Seiten umgiebt, und nicht nur am hintern Pol, wie es beim Speichel in der Zelle der Fall sein würde.

2) Wenn schon die Zelle bespichelt und die Geschlechtsbestimmung blitzschnell ausgelöst wäre, wie könnten die Experimente von DICKEL mit der Uebertragung der Eier in andere Zellen gelingen? DICKEL widerspricht sich hier selbst. Das Geschlecht wird ja nach seiner Theorie durch den Speichel bestimmt. Oder wäre eine „Umspichelung“ möglich?

Eine andere Stütze für seine Theorie von der geschlechtsauflösenden Wirkung des Speichels findet DICKEL in der Thatsache, dass, wenn man frisch abgelegte Eier mit der ganzen sie enthaltenden Wabe in ein Netz schliesst und somit dem Einfluss der Arbeiterinnen entzieht, dann alle Eier zu Grunde gehen. Ich habe auch solche Eier untersucht, und sie zeigen alle deutliche Degenerationserscheinungen ¹⁾. Vom Kern war meistens keine Spur mehr zu finden und das Plasma in feine Körnchen zerfallen, so dass weder das Keimhautblastem noch die so charakteristische Wabenstructur des Plasmas im Innern des

1) Das betreffende Material habe ich auch von DICKEL erhalten. In wie fern DICKEL in diesem Experiment von den normalen Verhältnissen des Bienenstocks, Temperatur, Feuchtigkeit etc. Gebrauch machte, oder ob er von ihnen irgendwie abgewichen ist, bleibt dahingestellt.

Eies zu sehen war. Wir dürfen uns aber durch diese Befunde nicht täuschen lassen. Es ist ja selbstverständlich, dass die zarten Bienen-eier einer besondern Pflege zu ihrer Entwicklung bedürfen. Der ganze Bienenstock ist doch daraufhin eingerichtet, die Eier und die junge Brut vor fremden Einflüssen, Wechsel der Temperatur, Mangel oder Ueberfluss an Feuchtigkeit u. s. w. zu schützen. Es gehen aber auch solche zu Grunde, die erst am nächsten Tage durch ein Netz von den Arbeiterinnen isolirt werden und die nach der Theorie von DICKEL schon längst bespicehelt sein müssten, die ja sogar um diese Zeit schon fast alle Organe der zukünftigen Larve aufweisen. Es sei hier noch darauf aufmerksam gemacht, dass auch die Eier der Ameisen, deren Nester auch auf den Schutz der Brut eingerichtet sind, ohne sich weiter zu entwickeln, zu Grunde gehen, wenn sie der Pflege der Arbeitsameisen entzogen werden.

Die Resultate meiner Untersuchungen über das Vorhandensein des Spermas in den Bienen-eiern können also in folgender Tabelle zusammengefasst werden:

Stadium der Eireifung		Eier aus Drohnenzellen		Eier aus Arbeiterinnenzellen	
		unberührt	normal	unberührt	normal
Erste Richtungs-spindel	Gesammtzahl	9	94	20	29
	Darunter mit Spermastrahlung	—	—	5	23
	Procentsatz	0 %	0 %	25 %	79,2 %
Zweite Richtungs-spindel — reifer Eikern	Gesammtzahl		272	1	61
	Darunter mit Spermastrahlung		1	1	61
	Procentsatz		0,36 %	(?) 100 %	100 %

Diese Tabelle bedarf nur in zwei Punkten einer Erklärung. Was zunächst das eine befruchtete unter 272 unbefruchteten Drohneneiern betrifft, so ist wohl anzunehmen, dass es eben kein Drohnenei war, sondern dass die Bienenkönigin sich bei der Eiablage getäuscht hat. Solche Täuschung ist nichts Ausserordentliches, und die Bienenzüchter haben es schon mehrere Mal beobachtet. Diese Erscheinung ist wohl damit in Zusammenhang zu bringen, dass die Zellen nicht immer gleich gross gemacht werden. Auf einer natürlichen Wabe kann man alle Uebergänge von den grossen Drohnenzellen zu den kleinen Arbeiterinnenzellen finden. Wenn ich dieses Ei dennoch erwähne, so ist es nur, weil dasselbe unter den andern Drohneneiern mir von DICKEL zugesandt ist und ich mich im Interesse der Frage nicht für be-

rechtigt halte, die Anwesenheit dieses einen befruchteten Eies zu verschweigen. Der zweite Punkt, der eine Berücksichtigung erfordert, ist der auffallende Unterschied im Procentsatz der die Spermastrahlung enthaltenden unberührten und normalen Eier aus Arbeiterinnenzellen. Auf den ersten Blick könnte es scheinen, dass die „Bespeichelung“ doch eine Wirkung auf das Sperma ausübt. Die Sache verhält sich aber anders: die von mir untersuchten unberührten Eier waren etwas jünger als die normalen, wir haben aber gesehen, dass die Spermastrahlung erst allmählich sich ausbildet.

Es thut mir herzlich leid, die Liebenswürdigkeit des Herrn DICKEL bei der mit vielen Schwierigkeiten verknüpften Beschaffung des Materials mit einem Umsturz seiner Theorie beantworten zu müssen. Es war aber vor allem die Ergründung der Wahrheit, wonach DICKEL und ich gestrebt haben, und DICKEL bleibt immerhin das grosse Verdienst, die Frage aufgerollt und somit zu ihrer Lösung wesentlich beigetragen zu haben.

Die alte Theorie von DZIERZON ist also richtig: die Drohnen entstehen thatsächlich aus unbefruchteten Eiern. Ist es aber so, so fragt es sich, auf welche Weise die Königin dazu kommt, nur diejenigen Eier zu befruchten, die sie in Arbeiterinnenzellen absetzt. Können wir ihr bei diesem Act einen eigenen vernünftigen Willen zumuthen?

Ich habe zu diesem Zweck die Königin bei der Eiablage genau beobachtet. Sie kriecht an der Wabe zwischen den um sie versammelten Arbeiterinnen umher und steckt ihren Kopf in die Zellen, wie um sie zu besichtigen; dann versenkt sie in eine von ihr gewählte Zelle den ganzen Hinterleib, fast bis zu den Flügeln, und verbleibt so einige Secunden, bis das Ei endlich abgelegt ist. Nun sind aber die Arbeiterinnenzellen viel enger als die Drohnenzellen, und das erschwert das Hineindringen des Hinterleibs der Königin, kann also bei derselben einen andern Reflex auslösen. Dasselbe gilt wohl auch für die Königinnenzellen, obgleich diese noch grösser als die Drohnenzellen sind. Sie sind aber von ganz besonderer, auffallender Form und können also einen besondern auslösenden Eindruck auf die Königin ausüben. Je nach dem Eindruck wird also die Königin reflectiv die Wirkung des den Ausführungsgang des Receptaculum schliessenden Sphincters aufheben oder denselben in tonischer Contraction lassen, und ihr Wille wird dabei gar nicht in Anspruch genommen, ebenso wie beim Menschen z. B. der Geruch, ja selbst der Anblick einer schmackhaften Speise die Absonderung des Magensaftes hervorrufen

kann, während der Geruch oder der Anblick von etwas Ekelhaftem nicht nur keinen secretorischen Eindruck auf die Thätigkeit der Magenschleimhaut ausübt, sondern vielmehr oft Brechbewegungen des Zwerchfells und der Bauchmuskeln bewirkt. Von einer bewussten Verschiedenheit in der Art der Eiablage der Königin kann also keine Rede sein.

Wie steht es aber mit den oben erwähnten Versuchen von DICKEL? Kann man wirklich aus Drohneneiern Arbeiterinnen und sogar Mutterbienen erziehen? Wir müssen diese Experimente näher kennen lernen, um sie einer genauen Kritik zu unterwerfen. Um möglichen Missverständnissen vorzubeugen, lassen wir DICKEL selbst reden:

„In der That habe ich nicht nur schon zahlreiche Arbeitsbienen aus solchen übertragenen, sog. Drohneneiern, die eben in die Zellen abgesetzt worden waren, erzogen, sondern auch 2 Mutterbienen auf diesem Weg gezüchtet. Bienenfreund HENSEL-Hirzenhain gewann aus 9 auf diesem Weg übertragenen Eiern 7 Mutterthiere. Bienenfreund MEYER-Gadernhain erzielte ebenfalls eine Mutterbiene nach dieser Uebertragungsmethode Auf Grund dieser Erwägungen gelangte ich zu der Ueberzeugung, es müsse der Larvenzustand der Arbeitsbiene nicht nur ermöglichen, dass das rein weibliche Geschlechtsthier aus demselben herangebildet werden könne, sondern es müsse ebensowohl auch das rein männliche Geschlechtsthier aus demselben nachgezogen werden können. Das Experiment hat die Richtigkeit dieses Schlusses glänzend bestätigt. In Gemeinschaft mit Bienenfreund MÜLOT wurde es ausgeführt. Durch Uebertragung von Arbeiterlarven in Drohnenzellen, aus welchen vorher die Larven entfernt wurden, und Einhängen der so vorbereiteten Waben in entweiselte Völker erzielten wir aus diesen Arbeiterlarven gleichzeitig 46 Proc. Drohnen, 17 Proc. Mutterbienen und 37 Proc. Arbeitsbienen.“

Dagegen habe ich Folgendes zu erwidern: wo ist die Zeit angegeben, was bei jedem, bei einem solchen Experiment aber besonders wichtig ist? Wir wissen, dass die Mutterbienen sich in 16, die Arbeiterinnen in 20 und die Drohnen in 24 Tagen entwickeln. Haben sich im ersten Experiment wirklich die Mutterbienen aus den Drohneneiern in 16 Tagen entwickelt, oder war eine Verspätung in der Entwicklung eingetreten, die dadurch entstehen konnte, dass die Arbeitsbienen die Drohneneier entfernten, und die Königin statt dessen befruchtete Eier abgelegt hat? Und könnten nicht auch im zweiten Experiment die Arbeiterinnen im entweiselten Volk die Arbeiterlarven entfernt und statt dessen unbefruchtete Eier abgelegt haben, von denen

die 46 Proc. Drohnen stammen? Diese Vorgänge könnte man gewiss nicht direct beobachten, da sie sich im Stock abspielen. Die Vermuthung ist aber gar nicht so unglaublich, da die Eier und Larven in offenen Zellen liegen und der Zutritt zu ihnen den Bienen immer frei ist. Andererseits ist es bei der ausserordentlichen Zartheit der Eier sehr schwer, dieselben ohne jede Beschädigung zu übertragen, und die Arbeiterinnen, die die Brut pflegen, werden sicher bald davon Kenntniss nehmen. DICKEL giebt in seinen zahlreichen Artikeln in der Bienenzeitung auch selbst an, dass er ein solches Verschwinden der übertragenen Eier mehrmals constatiren konnte. Nur in einem Experiment¹⁾ finde ich genaue Zeitangabe, und in der That erweist es sich hier, dass die Larven einen ganz Tag später aus den Eiern ausschlüpften, und DICKEL kommt selbst zu dem Schluss, dass die Königin während der Nacht neue Eier abgesetzt hat, nachdem die von ihm übertragenen von den Arbeiterinnen entfernt waren.

Diese Experimente haben also gar keine Beweiskraft und müssten wenigstens mit genauen Zeitangaben bezüglich der Eiablage, der Uebertragung und des Ausschlüpfens der erwachsenen Thiere wiederholt werden. Aber auch dann könnten sie nicht als genügender Beweis betrachtet werden.

Vielmehr wäre folgendes Experiment beweiskräftig. Man müsste eben abgelegte Drohneneier in grosser Zahl in Arbeits- und Mutterbienzellen einer solchen Wabe übertragen, aus der alle andern Eier sorgfältig bis auf das letzte entfernt sind. Die so vorbereitete Wabe mit übertragenen Eiern müsste in ein entweiseltes Volk gebracht werden. Würden sich jetzt aus den Drohneneiern in 16 Tagen Mutterbienen und in 20 Tagen Arbeiterinnen entwickeln, dann könnte man sicher sagen, dass aus Drohneneiern auch weibliche Thiere gezogen werden können, da die Arbeiterinnen im entweiselten Volk die beschädigten Drohneneier doch nur durch andere Drohneneier ersetzen könnten. Aber auch dann würde das Experiment nur den Satz beweisen, dass bei den Bienen auch Weibchen aus unbefruchteten Eiern entstehen können, genau so, wie es BLOCHMANN für *Chermes abietis* L. beschrieben hat, bei welchem „aus unbefruchteten Eiern sowohl Männchen als Weibchen entstehen“, und wie es auch für andere Insecten bekannt ist. Dieses Experiment fordert aber grosse praktische Kenntnisse und Geschicktheit, und wir müssen seine Ausführung den Imkern überlassen.

1) in: Bienenzeitung, 1898, 1. April.

Die andere Frage nach der ausschliesslich parthenogenetischen Entstehung der Drohnen könnte aber aus den oben erwähnten Gründen durch ein solches Experiment jeden Falls nicht gelöst werden. Eine definitive Lösung dieser Frage kann nur auf dem Wege der mikroskopischen Untersuchungen gegeben werden, und ich glaube, dass ich jetzt endgültige Beweise für die parthenogenetische Entstehung der Drohnen geliefert habe.

II. Die Eireifung.

Das Ziel und der Umfang der vorliegenden Arbeit erlaubt mir nicht, die Eireifungserscheinungen in andern Thierclassen und die verschiedenen Theorien über die Bedeutung der Richtungskörper näher zu besprechen. Sie sind ja auch allgemein bekannt, und eine genaue Zusammenstellung derselben findet man bei WEISMANN und neuerdings bei HÄCKER. Ich will deshalb hier nur auf die speciellen Untersuchungen über die Bildung der Richtungskörper bei den Insecten hinweisen.

Es war BLOCHMANN, der zuerst die Ausstossung von Richtungskörpern bei Wespen und Ameisen beschrieben hat. In seinen weiteren Arbeiten konnte er auch die oben erwähnte Beobachtung von PLATNER bestätigen und hat auch bei den Drohneneiern die Bildung zweier Richtungskörper gefunden. Jedoch das Fehlen von einigen Stadien hat ihn zu dem falschen Schluss geführt, dass im Bienenei nicht das erste, sondern das zweite Richtungskörperchen sich nachträglich theilt. Dass sich das erste theilt, wurde schon von HENKING als Vermuthung ausgesprochen und vor Kurzem von PAULCKE an Schnitten bewiesen.

Die andere umfangreiche Untersuchung auf diesem Gebiet rührt von HENKING her. HENKING geht auch auf die Frage von der Reduction der Chromosomen im Eikern ein, kommt aber zu dem Schluss, dass dieselbe bei der Bildung des ersten Richtungskörpers geschieht. Er findet eine Stütze dafür in der Beobachtung, dass bei allen von ihm untersuchten Insecteneiern die Zahl der Chromosomen im ersten Richtungskörper die Hälfte derjenigen der Furchungskerne beträgt und der Zahl der Chromosomen im Keimbläschen entspricht. So hat er z. B. für *Rhodites rosae* L. folgende Zahlen festgestellt:

Keimbläschen	9 Chromosomen
Erster Richtungskörper	9 „
Zweiter Richtungskörper	9 „
Furchungskern	18 „

Wenn wir diese Beobachtungen auch als durchaus richtig betrachten, so kann doch ihre Deutung jetzt nicht mehr als haltbar angesehen werden. Nach allem, was wir jetzt von der „Scheinreduction“ wissen, können wir sicher behaupten, dass im Keimbläschen von *Rhodites rosae* 9 bivalente Chromosomen enthalten sind, die sich dann bei der ersten Theilung durch Längsspaltung vermehren und 2 Tochtergruppen liefern, von denen jede ebenfalls 9 bivalente Chromosomen enthält. Was die Bildung des zweiten Richtungskörpers betrifft, so müssen wir hier nach Analogie mit andern Befunden an günstigerem Arthropodenmaterial eine Reduction im Sinne WEISMANN's annehmen, indem sich die 9 bivalenten Chromosomen in 2 Gruppen von je 9 einfachen Chromosomen trennen. Dasselbe Verhalten wird auch für die von HENKING untersuchten parthenogenetischen und befruchteten Eier anderer Insecten gelten. Wenn HENKING sich aber in der Deutung der Reduction getäuscht hat, so hat er andererseits ganz richtig bemerkt, dass „demnach ohne Zutritt eines Samenkerns bei der parthenogenetischen Entwicklung von *Rhodites rosae* eine Verdoppelung der Chromosomen stattgefunden“ hat.

Was die „achromatischen Richtungskörper“ von HENKING oder die „Thelyide“ betrifft, so versteht dieser Forscher darunter den mittlern Theil der Spindelfasern, die nach der Bildung der Richtungskörper in Form eines Kreuzes oder einer Platte noch lange zwischen diesen und dem „Spaltkern“ resp. Eikern zu sehen sein sollen. Bezüglich ihrer Bedeutung kommt HENKING zu sehr merkwürdigen Schlüssen. Aus dem Verhalten der Thelyide und der Richtungskörper bei der Verschmelzung der letztern und aus der Aehnlichkeit dieses Processes mit der Copulation der beiden Pronuclei entnimmt HENKING, dass die Thelyide die Fähigkeit besitzen, den geschlechtlichen Charakter der Richtungskörper zu ändern. Der zweite Richtungskörper hätte an sich ursprünglich weibliche Charaktere. „Man kommt hierbei jedoch zu dem sonderbaren Resultat“, schreibt HENKING, „dass der zweite Richtungskern in Verbindung mit dem ersten Thelyid männliche Functionen erfüllt, während der vom ersten Richtungskörperchen herrührende Kern als Femininum fungirt.“

Andere eingehende Untersuchungen über die Bildung der Richtungskörper bei Insecteneiern giebt es nicht. Wir finden vereinzelte Angaben bei HEIDER, WILL, WILSON u. A., dieselben sind aber nur

so zu sagen im Vorbeigehen gemacht und bieten deshalb keine sichern Anhaltspunkte.

Es liegen uns also im Ganzen folgende Beobachtungen über das Vorhandensein zweier Richtungskörper bei parthenogenetischen Insecteneiern vor:

<i>Liparis dispar</i>	nach PLATNER
<i>Apis mellifica</i>	nach BLOCHMANN
<i>Lasius niger</i>	} nach HENKING
<i>Rhodites rosae</i>	
<i>Bombyx mori</i>	
<i>Leucoma salicis</i>	

Die Eireifung bei den Bieneneiern.

Um uns sofort in der Lage der Richtungsspindeln zu orientiren, verweise ich auf den in Fig. 1 schematisch abgebildeten sagittalen Längsschnitt. Das im Querschnitt ganz runde Ei ist in der Richtung der Längsaxe etwas gebogen und demnach bilateral-symmetrisch gebaut. Es wird an seinem hintern Ende aufrecht am Boden der Zelle von der Königin befestigt¹⁾. Das periphere Eiplasma oder „Keimhautblastem“ bildet unweit des vordern Endes an der der Bauchseite der zukünftigen Made entsprechenden Convexseite des Eies eine starke Verdickung, die in Form eines Kegels in das Ei hineinragt und als „Richtungsplasma“ (*Rpl*) bezeichnet werden kann²⁾. In diesem „Richtungsplasma“ spielen sich nun alle Processe der Eireifung ab, und zwar legen sich die Richtungsspindeln mit ihrer Längsaxe genau in der Symmetrieebene an.

Dieser Bau der Bieneneier ist für die Ergründung der Eireifungsprocesse und des weitern Schicksals der Richtungskörper von ausserordentlicher Wichtigkeit, da er es uns ermöglicht, an der Lage des Richtungsplasmas sofort zu erkennen, ob uns ein sagittaler oder ein frontaler, zur Symmetrieebene senkrechter Längsschnitt vorliegt.

In einem eben abgelegten Drohnenei ist das Keimbläschen gewöhnlich schon zur ersten Richtungsspindel umgebildet, was sogar oft schon in den Ovarialeiern zu beobachten ist. Polansichten der Aequatorialplatte, wie eine in Fig. 3 abgebildet ist, erlauben ein genaues

1) In der hängenden Wabe ist also die Längsaxe des Eies der Erdoberfläche parallel.

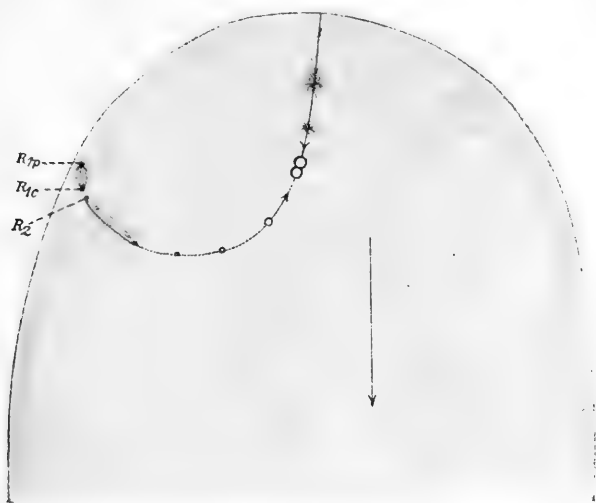
2) Ein ähnliches Verhalten ist schon von PLATNER für *Liparis dispar* beschrieben. PLATNER giebt dem Richtungsplasma den etwas langen Namen „Bildungsstätte der Richtungskerne“.

Zählen der Chromosomen: es sind ihrer 16, die allerdings, wie ein Vergleich mit spätern Theilungsfiguren lehrt, kaum als einfach, vielmehr wenigstens als bivalent, höchst wahrscheinlich aber sogar als quadrivalent zu deuten sind. Wenigstens lässt es sich in anderer Weise nicht erklären, dass wir in den Aequatorialplatten der eben gebildeten Blastodermzellen statt der erwarteten 16 etwa 64 Chromosomen finden (Fig. 17).

Die erste Reifungstheilung scheint auch hier, wie bei andern Thieren, dem heterotypischen Modus zu folgen (Fig. 4). Dafür spricht die tonnenartige Form der Spindel und vor allem die Form der Chromosomen im Stadium der Metakinese; ihr Aussehen erinnert an die von KLINKOWSTRÖM für die erste Richtungstheilung von *Thysanozoon* und jene von FARMER u. MOORE¹⁾ für die erste Theilung bei der Pollenbildung der Liliaceen beschriebenen Figuren. Ursprünglich liegt die Spindel parallel der Eioberfläche (Fig. 5) und zwar, wie erwähnt, in der Symmetrieebene. Immer in der Symmetrieebene bleibend, beginnt sie sich allmählich zu drehen und stellt sich senkrecht zur Eioberfläche, um später wieder eine etwas schräge Stellung einzunehmen, welch letztere Bewegung erst im Stadium der Tochterkerne beginnt (Fig. 6). Jetzt dehnt sich die Spindel stark in die Länge, wird in der Mitte immer dünner und nimmt das Aussehen an, wie wir es in Fig. 7 abgebildet haben. Aus diesem Bild ersehen wir, dass die Theilungsproducte der ersten Richtungsspindel, ohne dass ruhende Tochterkerne gebildet werden, sich bereits wieder zu den Aequatorialplatten zweier neuer Spindeln umgewandelt haben, die aber noch eine Zeit lang mit einander verbunden sind. Wenn das Ei das Alter von etwa 20 Minuten erreicht hat, reisst diese Spindel in der Mitte durch, und nun haben wir vor uns 2 selbständige Spindeln (Fig. 8), von denen die innere die zweite Richtungsspindel (*II Rsp*) und die äussere die Spindel des ersten Richtungskörpers (*Rkp*) darstellt. Dieser Durchbruch der primären Spindel entspricht dem Ende der Metakinese der zweiten Theilung. Jetzt weichen die Chromosomen der beiden Spindeln schnell aus einander, so dass man nur selten ein Präparat, wie es in Fig. 9 abgebildet ist, erhält. Die Chromosomen der den 3 Richtungskörpern zukommenden Tochterkerne sind noch deutlich zu sehen, dagegen haben diejenigen des weiblichen Pronucleus sich stark zusammengeballt, so dass man meistens nur eine dunkel gefärbte Masse zu Ge-

1) J. B. FARMER and J. E. S. MOORE, On the essential similarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants, in: Anat. Anzeiger, V. 11, 1896.

sicht bekommt. Zu dieser Zeit hat auch das Anfangs wenig entwickelte „Richtungsplasma“ seinen grössten Umfang erreicht. Mit dem Zerreißen der Spindel verlässt der weibliche Pronucleus das Richtungsplasma und beginnt eine Wanderung ins Innere des Eies. In Fig. 10 finden wir ihn schon ausserhalb des Richtungsplasmas, und sein Zusammenhang mit dem zweiten Richtungskörper ist nur noch schwach angedeutet. Der Abstand zwischen diesem und dem weiblichen Pronucleus beträgt hier 38μ . In der nächsten Fig. 11 ist der Abstand noch grösser und wird auf 70μ gemessen. Der Pronucleus hat dann schon die Form und das Aussehen eines blassen Kerns angenommen. Nehmen wir eine Reihe genau sagittaler Schnitte und entwerfen die Bilder von denselben eines auf das andere, so erhalten wir eine richtige Vorstellung von der Bewegung des weiblichen Pronucleus.



Erklärung im Text.

In der vorliegenden, auf solche Weise aus 5 Präparaten construierten Textfigur ist die Bahn des weiblichen Pronucleus im Drohnerei durch die punktirte Curve angegeben. Aus dieser Abbildung ist zu ersehen, dass die Form dieser Curve schon durch die zweite Richtungsspindel angegeben ist, ja wir können ihre erste Andeutung schon im Stadium der Umbildung der ersten Richtungsspindel finden (Fig. 7).

Da die Bewegung des weiblichen Pronucleus auch im befruchteten Bienenerei genau derselben Bahn folgt, so habe ich auf dieser Textfigur auch die Bewegung des Spermakerns durch die ununterbrochene

Linie angegeben. Der schwarze Zeiger giebt die Lage der Längsaxe des Eies an, das hier 400fach vergrössert ist.

Bis jetzt haben wir die Frage nach der Reduction der Chromosomenzahl im Bienenei noch gar nicht berücksichtigt. Es ist hier vorauszuschicken, dass der ganze Process der Eireifung von der Anlage der ersten bis zum Zerreißen der zweiten Richtungsspindel in den befruchteten Bieneneiern genau derselbe ist wie in den Drohnen-eiern, so dass die gegebenen Abbildungen so gut für die einen wie für die andern gelten können, und deshalb beschränke ich mich auch auf die Beschreibung der letztern.

Es wäre am leichtesten, die Chromosomen vom Pol aus gesehen zu zählen. Da ich aber immer Längsschnitte anlegte, so musste ich mich mit solchen Schnitten begnügen, die das Ei nicht genau in der Symmetrieebene trafen. An solchen schräg angeschnittenen Spindeln kann man bei verschiedener Einstellung des Mikroskops ziemlich genau die Zahl der Chromosomen feststellen. In der Fig. 13 sehen wir die erste Richtungsspindel, deren äussere Hälfte unvollkommen ist, weil sie auf 3 Schnitten getroffen war. Dagegen die innere Hälfte weist die ganze Zahl 16 auf, und wir müssen deshalb annehmen, dass hier eine Aequationstheilung vorliegt. Obgleich ich wegen der sehr geringen Grösse der Chromosomen in der Aequatorialplatte die Längsspaltung nicht sehen konnte, so glaube ich doch, dass man dies nach Analogie mit andern heterotypischen Theilungen behaupten kann. Daraus folgt aber, dass die beiden Theilhälften der ersten Richtungsspindel quadrivalente Chromosomen enthalten.

Wir haben schon gesehen, dass die Chromosomen im weiblichen Pronucleus eine so dichte Masse bilden, dass es unmöglich ist, sie zu zählen. Dagegen können wir das vorzüglich im zweiten Richtungskörper, der ja dieselbe Zahl von Chromosomen wie der weibliche Pronucleus erhalten muss. Dies gelingt schon bei Seitenansichten der zweiten Richtungsspindel, wenn man den Tubus für verschiedene Tiefe einstellt. Wir können dann deutlich 8 Chromosomen zählen (Fig. 9). Noch besser gelingt es freilich, wenn das zweite Richtungskörperchen schon abgetrennt ist. Ein solches Bild stellt Fig. 14 dar. Der weibliche Pronucleus ist hier nicht eingezeichnet, weil er auf einem andern Schnitt derselben Serie sich befindet und weil er auch schon zu weit vom Richtungsplasma entfernt ist, um bei dieser Vergrösserung noch ins Gesichtsfeld zu fallen. Wir sehen hier das zweite Richtungskörperchen (R_2) eben im Begriff, mit der centralen Hälfte des ersten (R_1c) zusammenzufließen, ein Process, von welchem wir weiter unten

reden werden. Die Chromosomen der beiden Richtungskörper sind noch deutlich in 2 Gruppen getrennt. Jede Gruppe besteht aus 8 Chromosomen, woraus wir mit Sicherheit schliessen können, dass, wie bei der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, so auch bei der Theilung des ersten Richtungskörpers eine Reduction der Chromosomenzahl um die Hälfte stattfindet. Nach der zweiten Richtungstheilung und der Theilung des ersten Richtungskörpers haben wir also 4 homologe Theilungsgruppen, bestehend aus 3 Richtungskörpern (R_{1p} , R_{1c} , R_2) und dem weiblichen Pronucleus ($\varnothing Prn$), von denen jede aus 8 Chromosomen zusammengesetzt ist.

Nach dem Bisherigen stellen sich demnach die Veränderungen der Chromosomenzahl in folgender Weise dar: bei der ersten Theilung liegen 16 Chromosomen (A, B, C, D) vor, welche sich der Länge nach spalten:

$$\frac{A}{A'}, \frac{B}{B'}, \frac{C}{C'}, \frac{D}{D'} \dots$$

und in den ersten Richtungskörper und Eikern je 16 Chromosomen oder Spalthälften A, B, C, D abgeben. Bei der zweiten Theilung des ersten Richtungskörpers und des Eikerns findet ohne Längsspaltung eine Vertheilung der Chromosomen in je 2 Gruppen von je 8 Elementen statt, so dass vier Gruppen:

A, B, C, D,, E, F, G, H,, A, B, C, D,, E, F, G, H,
entstehen.

Dabei ist immer in Erinnerung zu behalten, dass die einzelnen Chromosomen als mehrwerthig und zwar vermuthlich als vierwerthig zu betrachten sind ¹⁾.

Die Verdopplung der reducirten Chromosomenzahl im reifen Ei.

Der Vorgang der Verschmelzung der Geschlechtskerne läuft im Bienenei sehr schnell ab, wie aus dem seltenen Vorkommen der betreffenden Bilder zu entnehmen ist. In Fig. 15 ist dieses Stadium in dem Moment abgebildet, wo die beiden Kerne sich eben an einander

1) Ich unterlasse es, hier die Befunde von HENKING bei den parthenogenetischen Eiern von *Rhodites rosae* u. a. zum Vergleich heranzuziehen, weil dieselben zu einer Zeit gemacht wurden, in welcher die ganze Reductionsfrage noch nicht die gesicherte Grundlage besass, welche sie jetzt speciell auf dem Gebiet der Arthropoden besitzt.

gelegt haben. Obgleich BUTTEL-REEPEN für beide Kerne Strahlungen zeichnet, konnte ich dasselbe nie beobachten. Es ist vielmehr eine unregelmässige Anhäufung von Plasma nur um den männlichen Pronucleus vorhanden, und sie hat schon den Charakter derjenigen der Furchungskerne. Eine weitere Beschreibung des Copulationsvorgangs im Bienenei halte ich nicht für nöthig, da dieser Process hier nichts besonders Eigenthümliches darbietet und gerade so von Statten geht wie bei allen bis jetzt beschriebenen Insecteneiern.

Durch die Copulation findet nun im befruchteten Bienenei die Verdopplung der Chromosomenzahl statt, wie mir eine grössere Anzahl von Bildern, in welchen die bereits verschmolzenen Kerne die volle Zahl von 16 Chromosomen zeigen, bewiesen. Die betreffenden Bilder entsprechen durchaus der Fig. 16f, in welcher der erste Furchungskern eines Drohneneies abgebildet ist. Selbstverständlich haben wir im ersten Furchungskern des befruchteten Eies die 16 Chromosomen als mehrwerthig zu betrachten, da ja, wie erwähnt, in den spätern Stadien mehr als 16 Chromosomen auftreten.

Wie verhält sich nun aber in dieser Hinsicht das Drohnenei? Kommt hier gleichfalls die theoretisch als wahrscheinlich vorauszusetzende Verdopplung der Chromosomenzahl zu Stande und auf welche Weise? Von einer Nachbefruchtung mit dem zweiten Richtungskörper, wie es BRAUER für *Artemia salina* beschrieben hat, kann hier nicht die Rede sein, da im Drohnenei der weibliche Pronucleus nach seiner Bildung immer weiter von den Richtungskörpern weggeht.

Zunächst ist in dieser Richtung festzustellen, dass thatsächlich im ersten Furchungskern, der ja hier durch einfaches Wachsthum aus dem Eikern hervorgeht, 16 statt 8 Chromosomen auftreten. Ich habe diesen Process der Entstehung des Furchungskerns, soweit es eben möglich war, in der Fig. 16 abgebildet. Bald nach der Abtrennung des weiblichen Pronucleus, der in der zweiten Richtungsspindel das Aussehen einer dunkel gefärbten Chromatinmasse hat, in der die einzelnen Chromosomen nur undeutlich zu sehen sind (a), bildet sich dieser zu einem Bläschen mit feiner Membran um, und die Chromosomen legen sich im Kreis an dieselbe (b). Während der Wanderung wächst der Pronucleus sehr schnell. In c sehen wir eine starke Anhäufung von Chromatin an den Wänden und 3 Chromosomen im Innern des Bläschens. Bei d ist der Rand schon fast frei von Chromatin, und die einzelnen Chromosomen sammeln sich in der Mitte des Pronucleus. Wenn der Kern endlich die Grösse von e erreicht hat, finden

wir in seinem Innern schon deutlich sechzehn Chromosomen, die an feinen achromatischen Fäden angehängt sind¹⁾.

Es ist also thatsächlich die theoretisch vorauszusetzende Verdopplung der Chromosomenzahl eingetreten, wie übrigens auch die in den spätern Blastodermstadien des Drohneneies hervortretende Zahl von 64 Chromosomen (Fig. 17) zu beweisen scheint, welche der Chromosomenzahl in den entsprechenden Stadien des befruchteten Eies entspricht. Auf welchem Wege jedoch im Drohnenei die Herstellung der Zahl 16 zu Stande kommt, darüber kann ich höchstens die Vermuthung äussern, dass vielleicht auf Grund eines unterdrückten Kerntheilungsprocesses die Chromosomen durch Längsspaltung sich verdoppelt haben. Alle meine Bemühungen, in dieser Hinsicht zu beweisenden Bildern zu gelangen, sind leider erfolglos geblieben, trotzdem über 200 der von mir untersuchten Eier das fragliche Stadium enthielten.

Nachdem die ursprüngliche Zahl der Chromosomen im Drohnenei wieder hergestellt ist, beginnt der Pronucleus um sich herum Plasma anzuhäufen und wandelt sich so in den ersten Furchungskern um (Fig. 16f), der deutlich die 16 Chromosomen aufweist. Eben dasselbe gilt auch für die nächsten Theilungen. Erst am Ende der Furchung oder im Blastoderm finden wir, wie schon oben gesagt, 64 Chromosomen (Fig. 17), was darauf hinweist, dass auch im Drohnenei, wie im befruchteten Ei, sich die 16 als zusammengesetzt zu betrachtenden Chromosomen im Laufe der Furchung in ihre einfachen Elemente zerlegen, ein Vorgang, der ja bekanntlich auch sonst, z. B. bei *Ascaris* und *Cyclops*, beobachtet worden ist.

Bevor ich dieses Capitel abschliesse, möchte ich noch auf die Unterschiede hinweisen, die sich bei der Eireifung der von Königinnen und der von Arbeiterinnen abstammenden Drohnen oder, wie wir in der Ausdrucksweise der Imker kurz sagen können, der Königindrohnen und der Arbeitsdrohnen finden. In Fig. 18 sehen wir die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel eines solchen Arbeitsdrohneneies. In den 3 Fällen, in welchen ich die Zahl der Chromosomen bei Arbeitsdrohneneiern für dieses Stadium feststellen konnte, betrug dieselbe auffälliger Weise nicht 16, wie bei allen andern Eiern, sondern 32 Chromosomen, und es lässt sich dies nicht wohl anders

1) Im Stadium a hat der ♀ *Prn* den Durchmesser von ca. 2 μ . Während der Wanderung erreicht er aber allmählich die beträchtliche Grösse von 16 μ , d. h. er ist um das 512fache an Inhalt gewachsen, denn der Inhalt der Kugeln verhält sich bekanntlich wie die Cuben ihrer Radien: $i : I = r^3 : R^3$.

erklären, als dass im Arbeitsdrohnenei die Chromosomen nicht quadri-valent, wie im Königindrohnenei (Fig. 3), sondern nur bivalent sind. Diese Thatsache ist noch auffälliger, weil ich in einigen andern Arbeitsdrohneneiern in den Tochtergruppen des Dyasterstadiums der ersten Theilung je 16 Chromosomen auffand, d. h. ebenso viele wie in den übrigen Eiern.

Ein anderer Unterschied zwischen den Arbeits- und Königin-drohneneiern bezieht sich auf die Schnelligkeit des Eireifungsprocesses. Während derselbe in den Königindrohneneiern schon in ca. 30—40 Minuten zu Ende ist, dauert er hier, so weit meine Beobachtungen reichen, etwa 2 Stunden, so weit sich wenigstens aus den Zeitangaben von DICKEL, der mir das Material zusandte, entnehmen lässt.

Was zum Schluss diejenigen befruchteten Eier anbetrifft, aus denen sich Königinnen entwickeln, so scheint hier, so weit ich aus der geringen Zahl von Präparaten ersehen konnte, die Eireifung auch wie in den Königindrohneneiern abzulaufen, nur dass natürlich hier die Wiederherstellung der vollen Chromosomenzahl durch Intervention des Spermakerns zu Stande kommt. Die Beschaffung von genügend zahlreichem Material war aus nahe liegenden Gründen zu schwierig.

III. Das Schicksal der Richtungskörper.

Wenn über die Bedeutung der Richtungskörper der thierischen Eier die Meinungen noch so verschieden sind, so stimmen andererseits alle Beobachtungen darin überein, dass an der weiteren Entwicklung des Eies die Richtungskörper keinen Theil mehr nehmen, sondern dass sie entweder nach aussen abgestossen werden oder im Ei selber allmählich in feine Körnchen zerfallen und dann zu Grunde gehen, letzteres z. B. bei vielen Insecten. Diesem Zerfall geht aber überall, wo eine nachträgliche Theilung des einen Richtungskörpers stattfindet, eine Vereinigung der einen Theilhälfte desselben mit dem andern ungetheilten Richtungskörper voraus, ein Process, der schon mehrmals mit der Copulation der Pronuclei verglichen wurde.

Nur bei *Artemia salina* haben wir eine Ausnahme davon gesehen, indem hier entweder die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bei den parthenogenetischen Eiern ganz ausbleibt (1. Modus von BRAUER) oder, wenn er abgeschnürt ist, sich nachträglich mit dem weiblichen Pronucleus vereinigt (2. Modus von BRAUER), also die Rolle des Spermakerns übernimmt. Dies ist, soviel mir bekannt, der einzige Fall, wo ein Richtungskörper an dem Aufbau des Körpers Theil nimmt.

Die Vereinigung der zwei Richtungskörper in den Insecteneiern hat zuerst BLOCHMANN für die Bieneneier beschrieben: „Die Richtungskerne . . . rücken, so wie sie sind, näher zusammen und werden von einer ziemlich grossen Vacuole des oberflächlichen, von Dotter freien Plasmas umschlossen. In dieser Vacuole zerfallen sie in feine Chromatinkörnchen, welche dann durch den ganzen Hohlraum der Vacuole sich zerstreuen. Die Vacuole (Richtungskernmasse) ist noch in den ersten Stadien der Blastodermbildung leicht nachzuweisen¹⁾. Man darf wohl annehmen, dass ihr Inhalt, die Chromatinkörnchen, später aus dem Ei entfernt wird.“

Diese Beobachtung hat HENKING für andere Insecten in so fern erweitert, als er auch einen Versuch zur Theilung des in einem Hof eingeschlossenen, „Richtungscopulationskerns“, d. h. der durch Verschmelzung der Richtungskörper entstandenen Kernmasse, beobachten konnte. Die bei dieser Theilung zu beobachtende Strahlung schreibt er dem ersten Thelyid zu, es würde sich also nicht um eine vollkommen typische Theilung handeln. Ob im Uebrigen „aus der beschriebenen Figur eine wirkliche Theilung mit Neuausbildung zweier Kerne hervorgeht“, konnte HENKING nicht entscheiden. Es sei zum Schluss bemerkt, dass HENKING bei einigen Insecten auch ein Zusammenfliessen aller drei Richtungskörper beschreibt.

Für uns ist vielleicht am interessantesten die Beobachtung von HENKING, dass nach dem Verschwinden der Richtungskörper in der Umgebung der Einstülpung, wo sie lagen, neben normalen Dotterzellen auch solche auftreten, „welche durch die starke Zusammenballung des Chromatins ein ähnliches Aussehen darbieten, wie es in der letzten Zeit auch die Richtungskörperchen verriethen“. Nach dem, was wir weiter über das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei erfahren werden, können wir wohl annehmen, dass auch der von HENKING in seiner ersten Arbeit beschriebene „Reservekern“, den er in den 3 Textfiguren abbildet, seine Herkunft von den Richtungskörpern nimmt.

Ich möchte noch die Beobachtung von HÄCKER erwähnen, der die Bildung der Richtungskörper für die Copepoden beschrieben hat. Nach HÄCKER fliessen bei *Canthocamptus staphylinus* die 3 Richtungskörper zusammen und bilden einen „hypertrophischen Richtungskörper“, der mit der Paracopulationszelle von WEISMANN verglichen wird. Dieser hypertrophische Richtungskörper wandert später ins Innere des

1) Der gesperrte Druck rührt von mir her. AL. P.

Eies, wo er sich vorübergehend „zwischen die beiden Geschlechtskerne“ hineindrängt.

Etwas anders verhält es sich mit den Richtungskörpern bei *Cyclops brevicornis*. Hier lässt sich nach HÄCKER „der Nachweis erbringen, dass der zweite Richtungskörper in spätern Stadien mit Regelmässigkeit im Innern des Eies zu beobachten ist, und zwar anfänglich innerhalb einer der Furchungszellen, später, zur Zeit der Einwanderung der Genitalzellen, entweder an der Wandung der Furchungshöhle oder aber innerhalb einer der beiden Genitalzellen“.

Diese zwei Beobachtungen haben also das Gemeinsame, dass in einem Fall der eine, im andern die 3 zusammengefloßenen Richtungskörper ins Innere des Eies wandern und dort neben den Geschlechtskernen gesehen werden können; weiter konnte HÄCKER ihr Schicksal nicht verfolgen.

Das Schicksal der Richtungskörper im Bienenei.

Wir haben die Richtungskörper im Drohnenei in dem Moment verlassen, wo sich der erste nachträglich geteilt hat. Ebenso haben wir schon gesehen, dass diese Theilung eine Reductionstheilung ist, so dass alle 3 Richtungskörper, R_{1p} , R_{1c} und R_2 , nur je 8 Chromosomen enthalten. Der periphere Theil des ersten Richtungskörpers, d. i. R_{1p} , wird allmählich aus dem Richtungsplasma ausgestossen, kann noch eine Zeit lang unter der Dotterhaut beobachtet werden und geht dann offenbar zu Grunde. Dagegen geht die centrale Hälfte des ersten Richtungskörpers, d. i. R_{1c} , regelmässig mit dem zweiten Richtungskörper eine Copulation ein, die ich auf das genaueste beobachten konnte. In Fig. 10 ist der Abstand zwischen den beiden noch ziemlich gross und wird auf $4\ \mu$ gemessen. In Fig. 11 sind die Richtungskörper schon näher zusammengerückt, und der Abstand beträgt jetzt nur noch $1,5\ \mu$. In Fig. 14 sehen wir die beiden Richtungskörper in Copulation, eben im Begriff zusammenzufließen. Die Chromosomen sind hier noch in zwei Gruppen deutlich vertheilt, zu 8 in jeder. Sie sind von einem gemeinsamen Hof umgeben, der nur in der Mitte noch etwas eingekerbt ist. Endlich sehen wir in Fig. 12 die beiden Richtungskörper schon zu einem Richtungs-copulationskern zusammengefloßen. Derselbe enthält jetzt 16 Chromosomen, die, wie aus dem früher Dargelegten zu ersehen ist, als quadrivalent aufzufassen sind und somit der normalen Zahl der Chromosomen in den Zellen des erwachsenen Insects entsprechen.

Während nun der weibliche Pronucleus auf die oben

beschriebene Weise die normale Zahl der Chromosomen wieder erhalten hat und durch wiederholte Theilungen die Furchungskerne liefert, bildet sich der Richtungscopulationskern regelmässig zu einer Spindel um (Fig. 19 A). Diese Spindel kann deshalb von den Furchungskernen sofort unterschieden werden, weil sie im Richtungsplasma genau an der frühern Stelle der Richtungskörper liegt, während die Furchungskerne weit vom Richtungsplasma im Innern des Eies entstehen. Die Spindel des Richtungscopulationskerns liegt auch, wie früher die Richtungsspindeln, genau in der Symmetrieebene. Polansichten der entsprechenden Aequatorialplatte (Fig. 20) weisen jetzt deutlich 32 Chromosomen auf, die etwa halb so gross aussehen wie diejenigen der ersten Richtungsspindel. Es ist daher wohl anzunehmen, dass die 2mal 8 Chromosomen, welche in die Bildung des Richtungscopulationskerns eingehen und welche nach Obigem als plurivalent anzusehen sind, sich nach vollkommener Verschmelzung der beiden Richtungskörper in Elemente niedrigerer Ordnung zerlegen.

Ob die Theilungshälften dieser Spindel ruhende Tochterkerne geben, konnte ich nicht feststellen. Im nächsten Stadium, das in Fig. 21 abgebildet ist, sehen wir schon die beiden Theilungshälften zu neuen Spindeln umgewandelt (B_1 und B_2). Diese liegen schräg im Richtungsplasma, so dass auf Längsschnitten nur Aequatorialplatten oder schräg angeschnittene Spindelfasern zu Gesicht kommen. Ungefähr zu dieser Zeit, oder manchmal auch früher, zur Zeit der Metakinese in der Richtungscopulationsspindel, weichen die jetzt in grosser Zahl im Innern des Eies vorhandenen Furchungskerne aus einander und treten in einer regelmässigen Schicht der Oberfläche des Eies immer näher. In Fig. 22 sehen wir auf einem frontalen Längsschnitt diesen Kranz der Furchungskerne, wie er parallel dem Eirand liegt. Er ist schon so weit vorgerückt, dass die Richtungscopulationsspindel in der Reihe der ruhenden Furchungskerne den Kranz von oben schliesst.

Nachdem die Furchungskerne an die Oberfläche des Eies heraustrgetreten sind, bilden sie ein Blastoderm, das, wie gewöhnlich, aus einer Schicht von Zellen besteht. Diese Zellen verlieren bald ihre Fortsätze und erhalten eine deutliche Membran, so dass das Anfangs syncytienartige Blastoderm jetzt aus deutlich begrenzten Zellen besteht, die ein dunkles, feinkörniges Plasma und einen grossen, runden, fast gar nicht färbbaren Kern besitzen. Zwischen diesen gewöhnlichen Blastodermzellen bemerken wir aber vier besonders gebaute Zellen, oder richtiger eine Plasmamasse mit 4 Kernen (Fig. 23 C).

Diese Zellen liegen genau an der Stelle, wo wir ursprünglich im Richtungsplasma die Richtungskörper, dann die Richtungsopulations-spindel und später die zwei Tochterspindeln gesehen haben. Auf frontalen Längsschnitten sind sie, wie in Fig. 23, oben am vordern Ende des Blastoderms, auf sagittalen an der Convexfläche unweit des animalen Eipols. Diese Zellen sind zweifellos aus den copulirten Richtungskörpern entstanden. Sie haben kleine, sehr dunkel färbbare Doppelkerne und fallen schon deshalb sofort in die Augen.

Ich habe grossen Werth darauf gelegt, die Kerne dieser 4 Zellen mit den Furchungskernen, die an der Bildung des Blastoderms nicht Theil genommen haben und im Dotter zurückgeblieben sind, zu vergleichen, da wir in der Literatur einige Angaben finden, dass solche Furchungskerne stellenweise an das Blastoderm wandern und ihre feinen Fortsätze zwischen die Zellen desselben hineinstrecken. Aber nie konnte ich solche Furchungskerne finden, die das Aussehen der eben beschriebenen Zellen mit Doppelkernen hätten. Immer besitzen die Furchungszellen lange und feine Fortsätze und grosse, runde und blasse Kerne, wie sie in Fig. 23 abgebildet sind. Da wir andererseits den Richtungsopulationskern bis zur Bildung von 2 Tochterspindeln verfolgen konnten (Fig. 21), so bleibt kein Zweifel mehr über den Ursprung dieser Zellen mit Doppelkernen. Diese Zellen theilen sich noch einmal, so dass wir jetzt 8 Zellen mit Doppelkernen erhalten, die ich aber nicht abbilden konnte, da sie 2 Schichten zu je 4 Zellen bilden und somit immer auf 2 benachbarten Schnitten liegen.

Sehr auffallend ist die langsame Bildung dieser 8 Zellen. Das Blastoderm ist gewöhnlich im Eialter von 3 Stunden schon vollendet. Während also der erste Furchungskern sich successive 12- oder 13mal¹⁾

1) Es ist nicht schwer, die Zahl der das Blastoderm zusammensetzenden Zellen annähernd zu bestimmen. Um möglichen Fehlern vorzubeugen, habe ich zwei Methoden angewendet. Ich habe die Oberfläche des Eies als ungefähr gleich der eines Cylinders mit gleich grosser Axenlänge mir vorgestellt. Um die gesammte Zahl der Zellen zu berechnen, genügt es dann, die Zahl der Zellen auf einem Querschnitt mit der halben Zahl der Zellen eines Längsschnittes zu multipliciren. Auf diese Weise erhielt ich die gesammte Zahl der Blastodermzellen 3360. Andererseits habe ich die gegebene Grösse der Cylinderoberfläche $2\pi RH$ durch die gemessene Fläche a einer Blastodermzelle dividirt und so die Zahl 5487 erhalten. Nach der Formel $A = 2^n$ entspricht aber für $n = 12$ — $A = 4096$, und für $n = 13$ — $A = 8192$.

getheilt hat, haben bei dem Richtungsopulationskern nur 3 Theilungen stattgefunden. Diese Verzögerung in der Theilung desselben gegenüber denjenigen des Pronucleus ist aber höchst wahrscheinlich auf die Verschiedenheit der Kernmasse und ihr ungleiches Wachsthum zurückzuführen. Jener hat im Aequator den Durchmesser von 7μ , während der Durchmesser des Pronucleus im Moment seiner Umbildung zur ersten Furchungsspindel, wie wir oben gesehen haben, auf 16μ gemessen wird.

Die Lage dieser doppelkernigen Zellen ist auch in anderer Hinsicht wichtig. An dieser Stelle beginnt sich die Kopffalte zu bilden, die sich bis weit auf die concave Rückenfläche erstreckt. Die erste Andeutung der Kopffalte finden wir schon in den Theilungsfiguren der Blastodermzellen auf Fig. 24. Die übrigen Kerne sind alle im Zustande der Ruhe, und nur am Schwanzende finden sich wieder in Theilung begriffene Zellen.

Zur Zeit dieser ersten Theilungen, welche zur Bildung der Kopffalte führen, wandern nun die 8 doppelkernigen Zellen in das Ei hinein. In Fig. 24 finden wir sie (es sind hier nur 2 abgebildet, die übrigen lagen in benachbarten Schnitten derselben Serie) dicht unter dem Blastoderm, in welchem wir eine entsprechende Lücke finden. Die angrenzenden Blastodermzellen sind in diesem Stadium immer etwas dislocirt. Sie füllen aber bald wieder die Lücke, und so gewinnt auch das Blastoderm seine regelmässige Anordnung wieder. (Fig. 25). Zu dieser Zeit scheinen die 8 Zellen sich zu trennen, ob in 2 Gruppen mit je 4 Zellen, das konnte ich auf meinen Präparaten nicht feststellen. Zugleich fangen die Doppelkerne an sich zu gewöhnlichen Kernen umzubilden, und wir sehen schon in der Fig. 25 zwei solche, die den Charakter der Doppelkerne verloren haben.

Was ist das weitere Schicksal dieser 8 Zellen? Leider kann ich auf diese Frage keine sichere Antwort geben, da es mir an entsprechenden Stadien fehlte und es schon zu spät war, um neues Material zu bekommen. Ich besitze zwar ein Präparat, wo diese Zellen viel niedriger, etwa in der Mitte des Eies an der Bauchwand liegen. Aber das betreffende Präparat besteht aus einer Serie von Querschnitten, und so kann hier die Lage der Zellen nur annähernd

Der Unterschied in den Zahlen beruht also auf einem Schwanken der Zellengrösse und den Furchungszellen, die im Ei zurückgeblieben sind und in die Rechnung nicht einbezogen wurden. Eine 14. Theilung konnte nicht stattfinden, da für $n = 14 - A = 16384$ ist, also viel zu gross, um sie beim Zählen nicht zu bemerken.

nach der Zahl der Schnitte bestimmt werden. Ein anderes Präparat zeigt dieselben Zellen in 2 Gruppen getheilt, die symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie zu liegen scheinen, besteht aber leider aus Sagittalschnitten, so dass man wieder nur durch das Zählen der Schnitte die Lage der Zellen bestimmen kann.

Auf eine Beobachtung möchte ich hier noch aufmerksam machen. Zur Zeit, wenn das Blastoderm eben ausgebildet ist, ist der Dotter fast frei von Furchungszellen. Solche werden nur noch hier und da vereinzelt gefunden. Wenn aber die Kopffalte schon ausgebildet ist und die 8 Zellen eingewandert sind, da treten eine Menge von Zellen im Dotter auf, die immer zu 8, 9 und noch mehr in einen Klumpen zusammengeballt sind; einige von diesen Kernen sind jetzt den oben beschriebenen Doppelkernen ähnlich, wenn auch nicht so deutlich in zwei Hälften getheilt. Zugleich konnte ich die doppelkernigen Zellen nicht mehr auffinden. Sollten jene aus diesen durch Theilung entstanden sein?

Herr Geheimrath WEISMANN hat mir gegenüber mit aller Reserve die Vermuthung ausgedrückt, dass man daran denken müsse, ob nicht etwa im Drohnenei aus den Richtungskörpern die Geschlechtsorgane sich entwickeln. Diese sollten ja hier aus dem Mesoderm entstehen, wie auch bei andern Insecten. Die ersten Urogenitalzellen treten in der Wand der Cölomsäckchen auf. Gestützt auf die Untersuchungen von CARRIÈRE an der Mauerbiene und von GRASSI an der Honigbiene, glaube ich nicht zu irren, wenn ich eine solche Urogenitalzelle einer Drohne in der Fig. 27 *Ug* abbilde. Sie ist beträchtlich grösser als die übrigen Mesodermzellen und viel blasser gefärbt. Allgemein wird angenommen, dass die Urogenitalzellen der meisten Insecten umgewandelte Mesodermzellen sind, die in die Wand der Cölomsäckchen einwandern. Wären es im Drohnenei die 8 Zellen mit den Doppelkernen, die sich in 2 Gruppen getheilt und hierher begeben haben? Eine sichere Antwort kann nur dann gegeben werden, wenn alle Zwischenstadien aufgefunden sind; bis dahin müssen wir es als eine blossе Vermuthung ansehen, die mit besonderer Vorsicht ausgedrückt werden muss, und ich will nur auf einige Analogien hinweisen, die diese Vermuthung nicht ganz grundlos erscheinen lassen.

Zuerst will ich die Doppelkernigkeit besprechen. Sie ist sehr auffallend. In keinen andern Zellen konnte ich doppelte Kerne sehen. Die Kerne im Richtungsplasma bleiben aber, wie es scheint, nur bis zum 8-Zellenstadium doppelt, um sich dann zu gewöhnlichen Kernen umzuwandeln. Dies alles erinnert aber sehr an die

von HÄCKER und RÜCKERT für die Copepoden beschriebenen Doppelkerne, die bei dem von RÜCKERT untersuchten *Cyclops strenuus* zum letzten Mal im 8-Zellenstadium „in regelmässiger und unzweideutiger Weise“ hervortreten.

Ebenso treten in der 8-Zahl die bekannten Polzellen bei den Dipteren auf, die nach den Beobachtungen von METSCHNIKOFF¹⁾, BALBIANI²⁾ und RITTER³⁾ sich zu Urogenitalzellen umwandeln.

Der grosse Weg, den die doppelkernigen Zellen vom Richtungsplasma bis zu der Stelle, wo die Genitalorgane entstehen, zurückzulegen hätten, könnte dieser Auffassung keine grossen Schwierigkeiten machen. Eine eben solche Wanderung machen ja die Polzellen bei *Chironomus*, und wir haben gesehen, dass nach HÄCKER die Richtungskörper bei den Copepoden in das Ei hineinwandern und sich an die Geschlechtskerne legen. Zudem liegen ja die doppelkernigen Zellen im Drohnenei mit dem Richtungsplasma genau in der Symmetrieebene, in der später durch die Bildung einer Längsfalte das Mesoderm entsteht, welchen Process ich nur bestätigen kann, und der so abläuft, wie ihn GRASSI für die Biene beschrieben hat. So gelangen aber die doppelkernigen Zellen direct in das Mesoderm oder wenigstens an die Innenwand des Mesoderms und könnten wohl durch das Wachstum desselben auch weiter davongetragen werden.

Nach einigen Autoren (TICHOMIROFF u. A.) soll das Mesoderm in manchen Insectengruppen nicht durch Bildung einer Falte, sondern aus den Dotterzellen entstehen. Ist diese Beobachtung richtig, so könnte man aus der Analogie schliessen, dass die aus den Richtungskörpern entstandenen Zellen wie die Dotterzellen am Aufbau des Mesoderms Theil nehmen.

Im engen Zusammenhang mit diesen Fragen steht die Frage nach dem Schicksal der Richtungskörper im befruchteten Bienen-
einei. Bilden sie hier auch die 8 doppelkernigen Zellen, dann wäre ja die Vermuthung fast unhaltbar. Dem ist aber nicht so. Die Richtungskörper copuliren zwar auch in den befruchteten Eiern und geben eine normale Spindel, weiter treten aber Störungen in den Theilungen ein. Entweder kommt es gar nicht zur Ausbildung von

1) METSCHNIKOFF, E., Embryologische Studien an Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 16, 1866.

2) BALBIANI, E. G., Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes, in: Rec. zool. Suisse, V. 2, 1885.

3) RITTER, RICHARD, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus*, in: Z. wiss. Zool., V. 15, 1890.

Tochterzellen, was ich für 63 von mir untersuchte Eier mit Sicherheit behaupten kann, oder es entsteht nur eine Zelle, die aber Zerfallserscheinungen des Chromatins aufweist. Und nur in einem Fall kam es zur Ausbildung von 4 Zellen, die jedoch eigentlich nur ihrer Lage nach zu erkennen sind, und die ich in Fig. 26 abgebildet habe. Wir sehen aus dieser Abbildung, wie weit der Zerfall des Chromatins schon vorgeschritten ist. Die einzelnen Chromosomen sind unregelmässig im Plasma zerstreut und können nicht einmal intensiv gefärbt werden. Ein Blick auf Fig. 23 wird wohl noch besser als jede Beschreibung den Unterschied in den entsprechenden Zellen des befruchteten und des unbefruchteten Bieneneneies hervortreten lassen.

Was die Arbeitsdrohneneier betrifft, so konnte ich in denselben die Richtungsopulationsspindel immer deutlich sehen, aber weitere Stadien konnte ich nie finden. Die Spindel scheint sich überhaupt nicht zu theilen, und dies könnte von besonderm Werth sein. Ob ein Unterschied zwischen den Königindrohn und Arbeitsdrohn bei der Honigbiene zu bemerken ist, darüber wissen wir noch nichts Thatsächliches. Aber auf Grund seiner Beobachtungen, die jeden Falls auf ihre Richtigkeit noch zu prüfen sind, behauptet DICKEL, dass ein solcher Unterschied wirklich vorhanden ist, indem seiner Anschauung nach die Arbeitsdrohn fortpflanzungsunfähig sind und deshalb von ihm als „falsche Drohn“ bezeichnet werden. Eine Stütze für diese Anschauung findet DICKEL darin, dass die Arbeitsdrohn im Bienenstock geduldet werden und ruhig unter den Arbeiterinnen umherkriechen, während die Königindrohn nach dem Hochzeitsflug von den Arbeiterinnen meuchlings gemordet werden. Würde sich die Vermuthung vom Schicksal der Richtungskörper im Königindrohneie als richtig herausstellen, so hätten wir auch eine einfache Erklärung für diese Thatsachen. Es hätten ja dann die normalen Drohn Genitalzellen mit 16 quadrivalenten Chromosomen, während die Sexualproducte der „falschen Drohn“, als aus dem Pronucleus entstanden, nur 8 quadrivalente Chromosomen hätten, die, wie wir gesehen haben, nur durch Längsspaltung die ursprüngliche Zahl wieder herstellen.

Andererseits ist es aber nur unter grossem Bedenken anzunehmen, dass bei derselben Thierart die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane sich aus so verschiedenen Anlagen entwickeln sollten, und so wichtig und interessant auch diese Vermuthungen sind, so bleiben sie doch immer nur Vermuthungen, so lange die Thatsachen nicht Schritt für Schritt an Präparaten festgestellt sind. Deshalb will ich auch von einer theoretischen Beleuchtung der Eireifungsprocesse wenigstens vor-

läufig vollkommen absehen und hoffe im kommenden Frühjahr die hierauf bezüglichen Untersuchungen wieder aufnehmen zu können.

Zusammenfassung.

Die von mir festgestellten Thatsachen können kurz in folgenden Sätzen zusammengefasst sein:

1) Die von der Königin in die Drohnenzellen abgesetzten Eier sind immer unbefruchtet.

2) Wie in den befruchteten, so auch in den parthenogenetischen Eiern wird der erste Richtungskörper nach einer Aequationstheilung getrennt.

3) Bei der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers findet in allen Fällen eine Reduction der Chromosomenzahl um die Hälfte statt.

4) Ebenso theilt sich immer der erste Richtungskörper mit einer Reduction in zwei Hälften, von denen die periphere aus dem Ei entfernt wird und zu Grunde geht.

5) Die Herstellung der Chromosomenzahl im weiblichen Pro-nucleus der Drohneneier geschieht vermuthlich durch Längsspaltung der Chromosomen mit einem Ausbleiben der entsprechenden Theilung in zwei Tochterkerne.

6) Die centrale Hälfte des ersten Richtungskörpers copulirt regelmässig mit dem zweiten Richtungskörper und giebt so einen Richtungscopulationskern mit normaler Zahl der Chromosomen.

7) Im Drohnenei entstehen aus diesem Richtungscopulationskern durch dreifache Theilung 8 Zellen mit doppelten Kernen.

8) In befruchteten Eiern sowie in Arbeitsdrohneneiern bildet sich der Richtungscopulationskern zu einer Spindel um, diese geht aber einfach zu Grunde oder liefert 1—4 Zellen, die aber immer Zerfallerscheinungen des Chromatins aufweisen und schliesslich auch zu Grunde gehen.

Freiburg i. B., 25. August 1900.

Literaturverzeichniss.

- 1) BALBIANI, E. G., Sur la signification des cellules polaires des Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 95, 1882.
- 2) BLOCHMANN, F., Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern, in: Morph. Jahrb., V. 12, 1887.
- 3) —, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, in: Festschr. Univ. Heidelberg, 1886, med. Theil.
- 4) —, Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bienen-eiern, in: Morph. Jahrb., V. 15, 1889.
- 5) —, Ueber die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insecteneiern, in: Verh. naturhist.-medic. Ver. Heidelberg, (N. F.) V. 4, 1892.
- 6) BOVERI, TH., Zellenstudien, I., in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 21, 1887.
- 7) BRAUER, AUGUST, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894.
- 8) BUTTEL-REEPEN, H. v., Aus den Wundern des Bienenstaates, in: Bienenwirthschaftl. Ctrbl.
- 9) BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene, in: Z. wiss. Zool., V. 20, 1870.
- 10) CARRIÈRE, J., Die Entwicklung der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FABR.) im Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 35, 1890.
- 11) CARRIÈRE, J., und BÜRGER, O., Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FABR.) im Ei, in: Nova Acta Leopold.-Carol. Akad. Nat., V. 69, No. 2.
- 12) DICKEL, FERDINAND, Das Princip der Geschlechtsbildung bei Thieren geschlechtlicher Fortpflanzung, Nördlingen 1898.
- 13) GRASSI, B., Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo, in: Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania, (3) V. 18, 1884.
- 14) HÄCKER, VALENTIN, Die Vorstadien der Eireifung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 45, 1895.
- 15) —, Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile u. s. w., *ibid.* V. 46, 1896.
- 16) —, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.
- 17) —, Die Reifungserscheinungen, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 8, 1898, Wiesbaden 1899.

- 18) HENKING, H., Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
 - 19) —, Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1888.
 - 20) —, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 49, 51 u. 54.
 - 21) HERTWIG, OSCAR, Die Zelle und die Gewebe, I., Jena 1893.
 - 22) NUSSBAUM, M., Bildung und Anzahl der Richtungskörper bei Cirripeden, in: Zool. Anz., V. 12, 1889.
 - 23) PLATNER, GUSTAV, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*, in: Biol. Ctrbl., V. 8, 1888 —1889.
 - 24) PAULCKE, WILHELM, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (*Apis mellif.* ♂), in: Anat. Anz., V. 16, 1899.
 - 25) WEISMANN, AUGUST, Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892.
 - 26) —, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892.
 - 27) WEISMANN u. ISCHIKAWA, Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 3, 1887.
 - 28) — —, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat. 1889.
 - 29) WILSON, EDMUND B., The cell in development and inheritance, New York 1896.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 43—46.

Buchstabenbezeichnungen.

<i>A</i> erste Spindel der copulirten Richtungskörper	<i>Ms</i> Mesoderm
<i>Am</i> Amnion	♀ <i>Prn</i> weiblicher Pronucleus
<i>B</i> ₁ } Spindeln der zweiten Theilung	♂ <i>Prn</i> männlicher Pronucleus
<i>B</i> ₂ } der copulirten Richtungskörper	<i>R</i> _{1c} centraler erster Tochterrichtungskörper
<i>C</i> Zellen mit Doppelkernen, entstanden aus den copulirten Richtungskörpern	<i>R</i> _{1p} peripherer erster Tochterrichtungskörper
<i>Ch</i> Chorion	<i>R</i> ₂ zweiter Richtungskörper
<i>Coe</i> Cölom	<i>Rkp</i> Spindel des ersten Richtungskörpers
<i>DH</i> Dotterhaut	<i>Rpl</i> Richtungsplasma
<i>Ec</i> Ektoderm	<i>II Rsp</i> zweite Richtungsspindel
<i>Fk</i> Furchungskern	<i>Sp</i> Spermakern
	<i>Ug</i> Ur genitalzelle.

Tafel 43.

Fig. 1. Schematischer sagittaler Längsschnitt durch ein Bienenei. 67 : 1.

Fig. 2. Befruchtetes Bienenei aus einer Arbeiterinnenzelle im Stadium der zweiten Richtungsspindel mit deutlicher Spermastrahlung. 270 : 1.

Fig. 3. Drohnenei. Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel mit 16 Chromosomen. 2400 : 1.

Fig. 4. Drohnenei. Erste Richtungsspindel im Stadium der Metakinese. 2400 : 1.

Fig. 5. Drohnenei. Erste Richtungsspindel parallel der Eioberfläche. 2400 : 1.

Fig. 6. Drohnenei. Erste Richtungsspindel senkrecht zur Eioberfläche. 2400 : 1.

Fig. 7. Drohnenei. Umbildung der ersten Richtungsspindel zur zweiten Richtungsspindel und der Spindel des ersten Richtungskörpers, beide im Stadium der Aequatorialplatte. 2400 : 1.

Tafel 44.

Fig. 8. Drohnenei. Zweite Richtungsspindel und Spindel des ersten Richtungskörpers, beide im Stadium der Metakinese. 2400 : 1.

Fig. 9. Drohnenei. Dieselben Spindeln im Stadium des Diaster. 1600 : 1.

Fig. 10. Drohnenei. Abtrennung des weiblichen Pronucleus und Ende der Theilung des ersten Richtungskörpers. 800 : 1.

Fig. 11. Drohnenei. Beginn der Copulation der Richtungskörper R_1c und R_2 . 535 : 1.

Fig. 12. Drohnenei. Der aus den copulirten Richtungskörpern entstandene Richtungs-copulationskern. 800 : 1.

Fig. 13. Drohnenei. Erste Richtungsspindel schräg angeschnitten. In der untern Theilhälfte deutlich 16 Chromosomen (Aequationstheilung). 642 : 1.

Fig. 14. Drohnenei. Copulation der Richtungskörper R_1c und R_2 ; in beiden deutlich je 8 Chromosomen (Reductionstheilung). 642 : 1.

Tafel 45.

Fig. 15. Befruchtetes Bienenai. Copulation der Pronuclei. 800 : 1.

Fig. 16. Drohnenei. a—e Wachstum des weiblichen Pronucleus und Verdopplung der Chromosomenzahl; f Aequatorialplatte der ersten Furchungsspindel. 2400 : 1.

Fig. 17. Drohnenei. Junge Blastodermzellen. In der Aequatorialplatte der einen etwa 64 Chromosomen. 2400 : 1.

Fig. 18. Arbeitsdrohnenei. Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel. 32 Chromosomen. 2400 : 1.

Fig. 19. Drohnenei. Erste Spindel der copulirten Richtungskörper (Richtungscopulationsspindel). Sagittaler Längsschnitt. 532 : 1.

Fig. 20. Drohnenei. Aequatorialplatte der Richtungs-copulations-spindel. 32 Chromosomen. 1700 : 1.

Tafel 46.

Fig. 21. Aequatorialplatten der 2 aus den Theilungshälften des Richtungs-copulationskerns entstandenen Spindeln. Frontaler Längsschnitt. 200 : 1.

Fig. 22. Drohnenei. Frontaler Längsschnitt. Relative Lage der Richtungs-copulationsspindel zu den blastodermbildenden Furchungskernen. 200 : 1.

Fig. 23. Drohnenei. Frontaler Längsschnitt. 4 Zellen mit Doppelkernen, entstanden aus den copulirten Richtungskörpern. Stadium des ausgebildeten Blastoderms. 600 : 1.

Fig. 24. Drohnenei. Einwanderung der doppelkernigen Zellen. Im Blastoderm eine entsprechende Lücke. 532 : 1.

Fig. 25. Drohnenei. Die doppelkernigen Zellen eingewandert. Blastoderm wieder geschlossen. 532 : 1.

Fig. 26. Befruchtetes Bienenei. Der Fig. 24 entsprechendes Stadium. Zerfall des Chromatins. 535 : 1.

Fig. 27. Drohnenei. Theil eines Querschnitts durch den Keimstreif. Cölomsäckchen, in dessen Wand eine Urogenitalzelle zu sehen ist. 535 : 1.

Beitrag zur Kenntniss der Gattung Harpa.

Von

Dr. R. Bergh (Kopenhagen).

Hierzu Tafel 47.

RUMPH hat zuerst (1705) und unter dem Namen *Harpa* (unter seinen Voluten) die Conchylie beschrieben und abgebildet¹⁾, welche jetzt diese Benennung trägt. Von LINNÉ wurde dieselbe zu den Buccinen gestellt, erst von WALCH (1771) als Gattung rehabilitirt.

Ueber das Thier der *Harpa* fanden sich schon bei RUMPH einige unbedeutende Notizen, bekannt wurde dasselbe eigentlich aber erst durch RAYNAUD²⁾ und besonders durch QUOY u. GAIMARD³⁾, welche letztere auch einige Notizen über den innern Bau des Thiers lieferten; das Dasein einer Bewaffnung des Mundapparats verneinten sie. Solche, d. h. Zahnplatten, wurden erst durch MACDONALD⁴⁾, dann durch TROSCHEL⁵⁾ nachgewiesen. Später ist, mit Ausnahme einer von BOUVIER gelieferten Untersuchung des Nervensystems, über das Thier kaum etwas bekannt geworden.

Die eigenthümlichen Charaktere der schönen, gleichsam polirten Schale sind hinlänglich bekannt; die ersten ungefähr $3\frac{1}{2}$ Windungen sind glatt.

Das Thier hat einen colossalen, etwas abgeplatteten Fuss, welcher in die Schalenhöhle nicht aufgenommen werden kann und dem ein Deckel dem entsprechend fehlt; nach vorn hat der Fuss je einen seitlichen Einschnitt, wodurch er in einen vordern, halbmondförmigen, breitem Theil und einen viel längern, nach hinten zugespitzten geschieden ist; der

1) D'Amboinsche Rariteitkamer, (ed. 2) 1741, p. 104, No. XXXII, L.

2) RAYNAUD, Observations sur l'animal de la Harpe, in: Mém. Soc. Hist. nat. Paris, V. 5, 1834, p. 34—40.

3) Voy. de l'Astrolabe, V. 2, 2, 1832, p. 611—619, tab. 42, fig. 1—4.

4) MACDONALD, Observ. on the nat. affinities and classific. of Gastropoda, in: Ann. Mag. nat. Hist., (Ser. 2) V. 19, 1857, p. 403.

5) TROSCHEL, Das Gebiss der Schnecken, V. 2, 1875, p. 104—105.

allerhinterste Theil kann autotomisch abgestossen werden. Die Athemröhre ist lang. Die dicht bei einander stehenden Tentakel lang, oberhalb ihrer Mitte, an der Aussenseite, einen starken Augenhöcker tragend. — Das Centralnervensystem ist dem der Bucciniden sehr ähnlich, die Ganglien nur noch mehr concentrirt. Die Mundöffnung ist sehr eng; der Rüssel sehr lang, vorn im Innenrüssel der sehr kleine Schlundkopf; die Zungenbewaffnung ist dreireihig¹⁾. Die Anzahl der Zahnplattenreihen bedeutend. Die Speicheldrüsen sehr stark entwickelt. Der Verdauungscanal (eigentlicher Darm) nicht lang, die Leber nicht gross. Der Samengang setzt sich entweder in eine offene Samenrille fort, welche längs des Hinterrandes des sehr starken, etwas zusammengedrückten, unbewaffneten Penis verläuft, oder er verläuft subcutan an und durch denselben²⁾.

Nur eine geringe Anzahl von lebenden wie von fossilen Arten ist bekannt.

Die Gruppe der Harpiden wird wohl neben die Olividen zu stellen sein.

1. *Harpa ventricosa* LAM.

Taf. 47, Fig. 1—12.

Von dieser Art lagen 2 männliche Individuen vor, von SEMPER bei der Insel Kreiangel (Palaos) im Jahre 1860 gefischt und mir von Herrn Prof. SELENKA (Erlangen) freundlichst überlassen (*var. pallida*); ferner ein weibliches, mir von Herrn Dr. A. VOELTZKOW gegebenes, auf einem Riffe bei Sansibar 1889 gefischtes; endlich noch ein weibliches, von PETERS an den Querimba-Inseln (Mozambique) 1845 gefischt und mir von Herrn Prof. E. v. MARTENS (Berlin) überlassen. Alle waren in Alkohol aufbewahrt.

Dem einen (Berliner) Individuum fehlte die Schale, aus welcher sich das Thier überhaupt immer ohne Beschädigung mit der grössten Leichtigkeit herausziehen lässt. Die Schale hatte eine Länge von

1) MACDONALD giebt die Seitenplatten als nur hinten in der Raspelscheide vorkommend an.

2) Auch bei andern Gruppen kommt es vor, dass der Samengang am Penis sich bei einigen Arten als Rille, bei andern als geschlossener, das Organ durchziehender Canal findet. Solches ist bei den Littoriniden, bei den Naticiden und den Cypräiden, vielleicht auch bei den Volutiden der Fall. Vgl. H. v. JHERING, Sur les rel. nat. des Cochlides et des Ichnopodes, in: (GIARD) Bull. sc. France, Belg., V. 23, 1891, p. 166—167.

6,2—7—8 cm bei einer Breite bis 4,4—4,8 und 5,6 cm; die Breite der Aussenlippe (der letzten Rippe) betrug 5—5,5 und 6 mm.

Die Farbe des von VOELTZKOW herrührenden Individuums war sehr schön erhalten, fast noch ganz wie von QUOY u. GAIMARD¹⁾ dargestellt. Die von der Schale nicht bedeckten Theile gelblich, mit sehr zahlreichen kleinern und grössern braunrothen, hier und da zusammenfliessenden Flecken, oben am Fussrand kamen noch grössere solche vor; die Athemröhre und die Tentakel (Fig. 1) zeigten alternirende gelbliche und braunrothe Ringe oder Halbringe; der Penis gelb. Die Farbe stimmte im Ganzen so ziemlich mit der der Schale. — Bei den andern Individuen fanden sich nur hier und da schwache Ueberreste von Roth auf schmutzig bräunlich-gelblichem Boden.

Die Länge des Fusses betrug bei den grössten Individuen 6,5—7—9 cm, von welchen das Vorderstück die 2—2,5 cm bei einer Breite bis 3,7—4,5 und einer Dicke hinten bis 0,9 cm einnahm; das Hinterstück mass an Breite vorn 3,2—3,5—5 cm bei einer Dicke am Grunde bis 1—1,5 cm. Die Länge des freien Theils der Athemröhre betrug 15—18—21 mm bei einer Breite am Grunde von 7—8 mm; die Länge der Tentakel 15—16 mm bei einem Durchmesser am Grunde von fast 3 mm; die Länge des Begattungsorgans 15 mm bei einem Durchmesser bis 3,5. Bei dem kleinern männlichen Individuum waren die entsprechenden Maasse nur unbedeutend kleiner.

Das Vorderstück des colossalen Fusses durch einen (12—20 mm breiten) Hals mit dem Hinterstück verbunden, etwa $\frac{1}{4}$ der ganzen Fusslänge betragend. Es ist etwas halbmondförmig, mit stark convexem, ganz fein rund gezackten Vorderrand (mit Andeutung einer Randfurche), mit ausgezogenen, nach hinten gebogenen Ecken. Die untere Seite ist ganz eben; an etwa der Mitte der obern Seite erstreckt sich von dem tiefen Einschnitt, welcher jederseits den Vorder- von dem Hinterfuss scheidet, eine nach vorn convexe, quere Furche, der hinter derselben liegende Theil ist ein wenig dicker (wie übrigens auch an der Unterseite angedeutet). Das viel längere Hinterstück des Fusses ist auch vorn etwas schmaler als das Vorderstück, von welchem es an der Sohle durch einen vorspringenden Rand oder eine Furche geschieden ist; die vorspringenden Ecken gerundet. Das Hinterstück ist nur in seinem vordern Drittel mit dem eigentlichen Körper verbunden und am Uebergang da ziemlich dick; von der Mitte

1) Vgl. QUOY et GAIMARD, Voy. de l'Astrolabe, Zool., V. 2, Moll., 1832, p. 612—613, tab. 42, fig. 1—3.

ab fällt der Fuss hier nach den dünnen Seitenrändern und ebenso nach hinten allmählich ab; der letzte (etwa $\frac{1}{6}$ der ganzen Fusslänge betragende) Theil wird meistens ziemlich plötzlich dünner, ist (7—8 mm lang) zungenförmig, etwas zugespitzt. Dieses Stück war bei dem weiblichen und dem kleinern männlichen Individuum abgestossen, und eine Querrille am Torso sehr deutlich¹⁾. — Der Kopf ist klein, hauptsächlich von den Tentakeln gebildet, die wenigstens über die hintere Hälfte des Vorderfusses hervorragen; er ist abgeplattet, nicht breit (kaum 6 mm), jederseits sich in den langen, an der Unterseite etwas abgeplatteten, nur hinten dickern, allmählich zugespitzten Tentakel fortsetzend. Unterhalb seiner Mitte trägt der Tentakel (Fig. 1) an der Aussenseite den ziemlich dicken Augenhöcker mit dem grossen schwarzen Auge. An der Unterseite des Kopfes ganz hinten der feine Mundporus (vgl. Fig. 19 a) [der Rüssel war bei den 3 Individuen stark zurückgezogen]. — Vom linken Ende der ziemlich weiten Kiemenpalte ragt die lange, etwas zusammengedrückte, gegen die abgestutzte Spitze verschmälerte, am Grund breit ausgepflügte Athemröhre hervor. Rechts, dicht hinter dem Grund des Kopfes erhebt sich das Begattungsorgan. Dasselbe ist gross, etwas zusammengedrückt, am Grund etwas eingeschnürt, allmählich etwas zugespitzt; längs seines äussern (-untern) Randes bis an die Spitze von einer Furche durchzogen, welche etwas vertieft sich nach hinten längs der obern Wand der untern Körperhöhle fortsetzt.

Die Kiemenhöhle ist weit, ihre untere Wand eben. Längs ihres Grundes hinten verläuft das Rectum zu der unweit von der rechten Ecke der Kiemenpalte liegenden Analöffnung. Unterhalb des Rectums verläuft beim Männchen der sehr deutliche Samenleiter, welcher unweit vom Ende des Rectums in die Samenrille übergeht. Beim Weibchen erstreckt sich das Rectum längs der Vorderseite der viel dickern, gelben genitalen Schleimdrüse. Die Vulva hinter dem Anus liegend. Ganz links findet sich oberhalb des Darmes die ziemlich weite renale Oeffnung. — An der obern Seite zeigt sich schon aussen, besonders beim Weibchen, stark durchschimmernd das Schleimorgan (postbranchiale Drüse), an Länge (von vorn nach hinten) etwa 2 cm und an Breite 1,5—1,8 cm messend, an der obern Seite von

1) QUOY u. GAIMARD zu Folge (l. c. p. 617—619) stossen die Harpen bei Irritation das Hinterende des Fusses ab. Die französischen Verff. erklären dieses Abstossen durch das Vorhandensein eines grössern, queren Gefässes. Solche Autotomie ist jetzt ja bei einer Anzahl von gastropoden Mollusken bekannt.

15–20 oberflächlichen Furchen durchzogen; das die nicht sehr zahlreichen, bis 3 mm hohen Falten bedeckende, kalkweisse und schleimige¹⁾ Lager bis 3 mm dick. Vor dem Schleimorgan die lange, in gerader Linie bis 3 cm messende, schräg an den Grund der Athemröhre verlaufende Kieme; die dicht stehenden dünnen Blätter derselben (dem schrägen Rücken nach gemessen) bis 9 mm lang bei einer Höhe bis 4–4,5 mm. Das Geruchsorgan (SPENGL) von gewöhnlicher Form, ein wenig gebogen, 13–15 mm lang bei einer fast durchgehenden Breite von fast 5 mm²⁾.

Das Mantelgebräme setzt sich links, an die Athemröhre angeheftet, über dieselbe bis an den Fuss hinab fort und weiter nach hinten, dem Halse desselben anliegend, um in die von vorn kommende Fortsetzung des Gebrämes überzugehen; das letztere geht nämlich an der rechten Seite ganz hinten mit einer scharfen Knickung am Grunde des *M. columellaris* in jenes von vorn kommende (etwa 6 mm hohe) Blatt über. Der freie Rand des Mantelgebrämes zeigte kleine rothe Flecken. — Der freie Theil des *M. columellaris* lang, flügelartig breit, am Ende gerundet.

Die obere Wand der untern Eingeweidehöhle wie gewöhnlich stark musculös und von ihrer Unterseite mehrere Muskeln an den Mundapparat abgebend. Nach Spaltung derselben zeigten sich die Lageverhältnisse der Organe der untern Körperhöhle bei allen Individuen fast ganz übereinstimmend. Etwas nach rechts verschoben lag ganz vorn das weissliche Centralnervensystem, ferner der lange Aussenrüssel (meistens mit eingeschlossenem Innenrüssel), längs dessen linker Seite die Speiseröhre hinabstieg; an jeder Seite des Rüssels die sehr starke Speicheldrüse (Fig. 2 *a*, *c*). An der linken Seite der linken Speicheldrüse und weiter nach hinten war der Raum von den Windungen der Fortsetzung des Verdauungscanals (Fig. 2 *d*) eingenommen; neben derselben verlief links die starke Aorta anterior (Fig. 2 *e*). Diese Organe waren durch kurze, filzige Bindesubstanz an einander gelöthet.

Bei der Absicht, hauptsächlich den fast ganz unbekannten Mundapparat zu eruiern, noch dazu bei dem mittelmässig conservirten Material, konnten die Verhältnisse des kleinen, in fest anhängende

1) QUOY u. GAIMARD erwähnen (l. c., p. 613) die ganz ungewöhnlich starke, die anatomische Untersuchung sehr störende Secretion dieses Organs; ebenso F. BERNARD (l. c. 1890, p. 336).

2) F. BERNARD, Rech. sur les org. palléaux des Gastérop. prosobr., in: Ann. Sc. nat., (sér. 7) V. 9, 1890, p. 202.

lose Binde substanz gehüllten Centralnervensystems (vergl. Fig. 13, 17) nicht genauer ermittelt werden. Eine eingehende Untersuchung desselben war auch weniger nöthig, weil eine solche schon durch einen Forscher wie BOUVIER, theilweise auch durch BROCK¹⁾ vorliegt. Dasselbe liegt weit nach vorn, gegen das vordere Ende des zurückgezogenen Rüssels, den fast dünnsten Theil der Speiseröhre umfassend; es ist sehr abgeplattet; die cerebralen Ganglien hatten eine Länge von ungefähr 2 mm. Die cerebralen Ganglien dicht an einander stossend, von ovalem Umriss; an ihrer Innenseite und mit ihnen gleichsam verwachsen, die wenig kleinern pleuralen Ganglien; das suprain testinale sowie das subintestinale Ganglion sessil; die dicht an einander stossenden pedalen Ganglien grösser als die cerebralen, ihre Connective ganz kurz und dick; die kleinen rundlichen, buccalen Ganglien kurz gestielt, durch eine kurze Commissur verbunden.

Die (von BOUVIER nicht gefundenen) schon unter der Lupe als weisse Punkte sichtbaren Otocysten fanden sich, an den Fuss geheftet, in der Gegend des Vorderendes der grossen Pedalganglien; sie waren kugelförmig, von einem Durchmesser von 0,43 mm; der grosse, farblose, stark lichtbrechende Otolith von etwa 0,28 mm Durchmesser (vgl. Fig. 18).

An den Rand des schnürlochartigen Mundporus heftet sich der Grund des langen und starken, meistens ganz zurückgezogenen Rüssels. Der Aussenrüssel war dann 13—15—18 mm lang bei einem Durchmesser hinten von 2,5—3,5 mm; bei dem einen Individuum (Fig. 9) war der Innenrüssel in einer Länge von 26 mm bei einem Durchmesser von 1—1,5 mm hervorgestreckt, und die Länge des Aussenrüssels betrug dann nur 11 mm. Der Aussenrüssel (Fig. 2 b) war fein roth gefleckt, gestreckt-kegelförmig, nach vorn etwas zugespitzt, von gerundetem Umriss, doch an den Seiten durch die Speicheldrüsen etwas abgeplattet; das Hinterende war, bei allen Individuen, schief vertieft, mit wallartig verdicktem Rand (Fig. 2, 3). In diese Vertiefung treten ein Paar Nerven und ein Paar dünner Muskeln, die Speiseröhre und die Speicheldrüsen ein. Der Aussenrüssel ist sehr musculös, mit vortretender Längsmusculatur. An seinem Vorderende

1) BOUVIER, Système nerveux, morphol. générale et classification des Gastér. prosobr., in: Ann. Sc. nat., (sér. 7) V. 3, 1887, p. 306—309. — J. BROCK (Zur Neurologie der Prosobranchier, in: Z. wiss. Zool., V. 48, 1889, p. 68, tab. 6, fig. 1, 5) hat das starke ganglionäre Nervennetz im Propodium der *Harpa ventricosa* nachgewiesen.

heften sich mehrere kurze Muskeln, an seinen Seiten mehrere starke und längere Mm. protrahentes und retrahentes und am Hinterende noch ein Paar Mm. retrahentes an. Kurze, filzige Bindesubstanz hüllt den Aussenrüssel, ferner die längs seiner linken Seite absteigende Speiseröhre, sowie Muskeln und Nerven ein. Innerhalb des Aussenrüssels fand sich bei den meisten (3) Individuen ganz zurückgezogen der Innenrüssel, sich dann etwas schlangenartig gebogen durch die ganze Länge Länge der Höhle des Aussenrüssels erstreckend; der Innenrüssel ist auch nach vorn ein wenig zugespitzt, sonst cylindrisch (Fig. 9); er ist auch sehr musculös, zeigt Lagen von circulären und der Länge nach laufenden Fasern sowie von schrägen, einander fast rechtwinklig kreuzenden. Durch seine enge Höhle verlaufen vom kleinen Schlundkopf hinter der Spitze ab die Speiseröhre und die Speicheldrüsengänge, sowie nach vorn gehende dünne Muskeln, Nerven und Gefässe.

Das Vorderende der Höhle dieses Innenrüssels (Fig. 4) ist von einer ganz dünnen, schwach gefalteten Cuticula überzogen; er öffnet sich nach vorn durch eine Pore (Fig. 4 *a*) an der Spitze des Rüssels, hinten in die Höhle des Schlundkopfs. Auswendig durch eine kleine Erweiterung des Rüssels angedeutet und als eine dunklere Stelle schwach durchschimmernd, liegt ganz vorn im Innenrüssel der kleine, mit Ausnahme des Hinterendes an die Wand des Rüssels geheftete Schlundkopf, welcher eine Länge von 1,3—1,5 mm hatte; das Hinterende gerundet, mit nur wenig vorspringender Raspelscheide. Die Zunge (Fig. 4), von etwa 0,3—0,5 mm Länge, auch am ganzen Unterrande Zahnplattenreihen tragend, im Ganzen 16—18—26 (von welchen unten die 2 hintersten [ältesten] medianen losgerissen liegen); die Anzahl der Reihen an der Oberseite der Zunge und in der Raspelscheide 84—88—63, von welchen die 2 hintersten farblos und die folgende schwach gefärbt. Die Gesamtzahl der Reihen war somit 100—106—89. Die medianen Zahnplatten waren ganz schwach gelblich, die lateralen farblos. Die Platten waren sehr klein; die Breite der medianen betrug bei den verschiedenen Individuen 0,03—0,04 mm bei einer Höhe von 0,02—0,025, die Breite der lateralen belief sich zu 0,03 mm. Das Grundstück der medianen Platten (Fig. 6 *a*, 7) war breit und recht kräftig, etwas gebogen; der Schneiderand schiesst in einen spitzen Haken aus, neben welchem meistens 2 Dentikel, ein kleiner innerer und ein etwas stärkerer äusserer¹⁾. Die lateralen Platten (Fig. 6 *bb*, 8)

1) Nach der von TROSCHER (l. c. tab. 10, fig. 1) gegebenen Abbildung der medianen Zahnplatten von *Harpa conoidalis* LAM. (*H. major* MARTINI) ähneln dieselben denen der typischen Art.

etwa so breit wie die medianen, flach, am innern Rand in einen kurzen, spitzen Haken verlängert.

Längs jeder Seite des (eingestülpten) Rüssels liegt die sehr starke, compacte, kaum lappige Speicheldrüse. Diese (Fig. 2 *a, c*) waren bei dem einen Individuum gestreckt, von etwa 10 mm Länge bei einem Durchmesser von 4—5 mm, nach vorn etwas verschmälert, nach hinten, hinter dem Rüssel, zusammenstossend (Fig. 2). Bei dem andern Individuum waren sie mehrmals geknickt. Die Drüse mit sehr enger, subcentraler Höhle. Der vor der Mitte oder dem Vorderende der Innenseite der Drüsen entspringende Ausführungsgang lang, dünn, erst durch den Ganglienring passierend, sich dann nach hinten windend und längs der Seiten der Speiseröhre, an das Hinterende des Aussenrüssels verlaufend und daselbst neben der Speiseröhre eintretend und dieselbe im Innenrüssel bis an den Schlundkopf begleitend.

Die von der obern Seite des Schlundkopfs (Fig. 4 *b*) ausgehende Speiseröhre dünn, durch die Höhle des Innenrüssels verlaufend, am Hinterende desselben austretend, dann, ein wenig dicker und besonders mehr dickwandig, sich längs der (linken) Seite des Aussenrüssels hinabschlängelnd (Fig. 2, 3); unweit vom Vorderende desselben biegt sie nach innen (links) und verläuft, noch sehr dünn, durch den Ganglienring — der von den Speicheldrüsen (Fig. 2) bedeckt ist —, um dann etwas weiter (Fig. 3) zu werden. Die Speiseröhre hat danach in ihrem schlingenartigen Verlauf 1 oder 2 magenartige Erweiterungen (Fig. 2 *d*, 3 *b*) und setzt sich links und nach hinten weiter bis an die linke Ecke der untern Eingeweidehöhle fort. Der Darm schwingt dann unterhalb des Pericardiums, steigt eine kurze Strecke an der Oberfläche des Vorderendes der Leber hinauf, macht eine weite Biegung nach unten und vorn und erscheint unten an dem rechten Rande der Niere als Rectum und setzt sich rechts weiter an den Anus fort; dasselbe hatte eine Länge von 12—20 mm bei einem Durchmesser am Ursprung von 3, gegen die freie Analpapille verdünnt es sich. Die ganze Länge des Verdauungscanals vom Centralnervensystem ab bis an den Anus schien etwa 11—13 cm zu betragen, meistens bei einem Durchmesser von 2—3 mm. — Der spärliche Inhalt¹⁾ der Verdauungshöhle war eine ganz unbestimmbare thierische Masse. In der ersten der magenartigen Erweiterungen fanden sich bei dem Individuum von der Sansibarküste (VOELTZKOW) fünf 4—5 mm lange, gelbliche Larven eines *Tetrarhynchus*.

1) QUOY u. GAIMARD (l. c. p. 615) fanden bei der Untersuchung von 20 Individuen den Magen immer leer.

Die obere Eingeweidemasse machte in allem nur 2 Windungen, die erste (untere) war sehr gross, die letzte sehr verschmälert, ganz spitz endigend (Fig. 12; vgl. Fig. 22).

Die Leber bräunlichgelb, beim Weibchen schwärzlichgrau, mit fein granulirter Oberfläche, das Vorderende gerundet, etwa 12—20 mm hoch bei einer Breite von 6,5—7,5 mm; sie ist oben dünner, nach unten allmählich dicker (Fig. 22 *a, b*), bekleidet die äussere Seite und das untere Ende der Geschlechtsdrüse (vgl. Fig. 23), von welcher sie sich ziemlich leicht lösen lässt. Die Substanz enthält, besonders vorn, grössere und kleinere, mit einander communicirende Höhlen; mitunter kamen in der Substanz braungelbe, abgeplattete, runde und ovale, theilweise concentrisch geschichtete, harte Schollen von einem Durchmesser bis etwa 0,16 mm vor. (Bei dem einen weiblichen Individuum war die Leber weisslich, weich, gleichsam atrophisch.)

Das Pericardium 9—14 mm lang bei einer Höhe von 4—8; an der Wand eine feine pericardio-renale Spalte. Die Herzkammer von einer Länge von 7—10 mm; die Aorta anter. (Fig. 2 *e*) sehr stark ¹⁾, hinter dem Centralnervensystem giebt sie eine kräftige Art. pediae ab.

Die grosse Niere zeigte feine und dichte röthlichbraune Punktirung von mehr röthlicher (oder mehr graubrauner) Farbe als die Leber, deren vordersten Theil sie überzieht, von welcher sie sich aber ziemlich leicht lösen lässt. Sie hatte eine Länge von etwa 15—22 mm, bei einer Höhe (des rechten Lappens [von vorn nach hinten]) bis 9—12 und einer Dicke bis 3,5 mm. Der rechte Lappen ist sehr stark und voluminös; die Wände der engen Höhle, besonders die untere, den gewöhnlichen semipennaten Bau zeigend; die schönen, von vorn nach hinten laufenden Pinnae einfach oder gabelig, pennat oder semipennat. Der linke Nierenlappen lang gestreckt, ganz schmal.

Die Nebenniere mehr gelblich, in die Quere lang gestreckt, schmal, etwa 15 mm lang bei einer Höhe rechts von 3,5 mm, nach links allmählich verschmälert, längs des Unterrandes der Niere, oberhalb des Pericardiums verlaufend ²⁾. Die Wände mit den gewöhnlichen, niedrigen, von hinten nach vorn gehenden Fältchen.

Der Hoden braungelb oder röthlichgelb, vorn etwa 11 mm hoch bei einer Breite von 5, oben dicker, unten etwas schmaler, die innere Seite und den obern Rand der Windungen bildend. Auf Querschnitten

1) QUOY u. GAIMARD (l. c. p. 615) erwähnen die bedeutende Grösse des Herzens und der Aorta anterior; ebenso BOUVIER (l. c. p. 309).

2) R. PERRIER, Rech. sur l'anat. et l'histol. du rein des Gastéropodes prosobranches, in: Ann. Sc. nat., (sér. 7) V. 8, 1889, p. 264.

zeigt er sich querstreifig, weil aus langen, meistens einfachen, cylindrischen Follikeln gebildet, welche fast quer gehen. In denselben keine reifen Geschlechtselemente, nur kleine, spermatogene Zellen und eine Unmasse von ganz klaren, farblosen, scharf contourirten, 0,04 bis 0,05 mm langen, an Form sehr wechselnden Elementen (Fig. 11), die am einen Ende oft gleichsam einen Porus zeigten (wahrscheinlich eine Art von den von BROCK bei verschiedenen Prosobranchiern zuerst gesehenen Körpern). Zwischen Hoden und Leber schien der Samenleiter einen Knäuel zu bilden, setzte sich dann weiter nach vorn und längs des Unterrandes der ersten Strecke des Rectums fort und endete an der offenen Samenrille, welche sich weiter längs des Hinterrandes des Penis bis an die Spitze desselben fortsetzt. Das starke Begattungsorgan ziemlich zusammengedrückt, durchgehends fast von demselben Breiten- und Dickendurchmesser, etwas S-förmig gebogen, von der tiefen Samenrille seiner ganzen Länge nach durchgezogen¹⁾; dasselbe ist ganz eben, unbewaffnet.

Der Eierstock röthlichbraun, oben etwas heller; bei den 2 Individuen vorn etwa 11 und 16 mm hoch bei einer Breite von 6 und 5, mehr nach hinten betrug die Breite bis 9 mm; das Organ bildet (wie der Hoden) die innere Seite und den breitem obern Rand der Windungen (vgl. Fig. 23) und ganz allein die Spitze derselben. An Querschnitten war der Eierstock gleichsam querstreifig, auch weil aus denen des Hodens ähnlichen quer gehenden Follikeln gebildet. Diese letztern waren meistens von einem Durchmesser von 0,30—0,40 mm, sie waren mit öltartigen Körpern von einem Durchmesser von 0,016 bis 0,05 mm prall gefüllt, welche zum sehr grossen Theil oberflächlich quer gerunzelt waren; unter denselben fanden sich einzelne, etwas grössere Eizellen. Ein kurzer Eiergang schien aus dem vordern Ende des Eierstocks hervorzutreten und sich hinter der Niere mit dem grossen, dem Genitalsystem angehörenden gelben Körper zu verbinden, welcher den hintersten Theil der untern Wand der Kiemenhöhle bildet und über welchen sich das Rectum erstreckt. Dieser Körper, welcher den grössten Theil der untersten Windung der obern Eingeweidemasse bildet, hatte eine Länge von 3,2—4 cm bei einer Höhe von 1,7—2 und einer Dicke von 1—1,3 cm. Derselbe war etwas gebogen, schien gleichsam aus zwei, dicht an einander stossenden, aber doch geschiedenen Hälften zu bestehen, einer grössern, gelblichen

1) QUOY u. GAIMARD (l. c. p. 616) zu Folge scheint die Samenrille des Penis mitunter sich in einen geschlossenen Canal umzuwandeln.

linken, welche an der Vorderseite senkrechte Furchen zeigt, an der Hinterseite fast eben ist; und einer graulichen rechten, die aus dicht gedrängten groben Windungen gebildet schien. Die erste war ganz sicher die Schleimdrüse, mit der graulichen Eiweissdrüse verbunden; sie zeigte die gewöhnliche, glattwandige enge Höhle und den gewöhnlichen Bau der Bruchflächen. Rechts ganz vorn und unten fand sich zwischen den zwei Abtheilungen, und jederseits durch einen kurzen Gang mit denselben verbunden, eine dickwandige, rundliche, Zoospermien enthaltende Samenblase von 9—11 mm Durchmesser. (Der Erhärtungszustand dieser Organe machte diese Untersuchung der weiblichen Genitalien etwas unsicher).

2. *Harpa rosacea* MART.

H. rosea LAMARCK, Hist. des animaux sans vertèbres, 2. éd., V. 10, 1844, p. 133.

Von der Art lag ein einziges und zwar weibliches Individuum vor, von dem die Guineaküste bespülenden Meere stammend und mir vom Hamburger Museum durch Herrn Dr. PFEFFER freundlich zur Untersuchung überlassen.

Die schöne, ziemlich dünne Schale, aus welcher sich das Thier ziemlich leicht und unbeschädigt herausziehen liess, mass an Länge 6,3 cm bei einer Breite bis 3,7.

Die Farbe des Thieres schmutzig-weisslich, der Vorderrand des Fusses schwarzviolett, längs der rechten obren Seite des Fusses ein breites, braungelbes Band so wie die obere Wand des Kiemenhöhlendachs auch von ähnlicher Farbe, nach hinten war dieselbe aber zum grossen Theil von der kalkweissen des Schleimorgans verdrängt. Auch sonst am Fusse, sowie am Grunde der Tentakel kamen kleine, braungelbe Flecken vor. — Die Länge des Vorderstücks des Fusses betrug 1,8 cm bei einer Breite von 4 cm; die Breite des Halses zwischen Vorder- und Hinterfuss 2,2 cm; das ganze Hinterende des Hinterfusses war abgestossen, und an der Abtrennungsfläche fand sich eine tiefe Querfurchen. Die Länge der Athemröhre 16 mm, der Tentakel 13 bei einem Durchmesser am Grunde von 3 mm.

Der Kopf wie bei der vorigen typischen Art; die Tentakel in ihrem ersten Drittel dicker als bei dieser und vielleicht mit stärkerm Augenhöcker; der Mundporus wie gewöhnlich.

Die Kiemenhöhle weit, wie bei der typischen Art. Die untere Wand in etwas mehr als der vordern Hälfte vom Dache der untern

Körperhöhle gebildet; dann folgt eine tiefe Furche, und oberhalb derselben verläuft das Rectum am Vorderrande der gelben Schleimdrüse, die den übrigen Theil der untern Wand bildet, in Ausdehnung fast dem Schleimorgan (der postbranchialen Drüse) entsprechend. Unweit von der Kiemenspalte findet sich die Analöffnung und oberhalb derselben die Vulva. Die reno-branchiale Oeffnung wie gewöhnlich. — An der obern Wand der Kiemenhöhle hinten das kalkweisse Schleimorgan, etwa 2 cm breit und 1,6 cm lang, auch von etwa 15 oberflächlichen Furchen durchzogen; das erhärtete kalkige Schleimlager bis 1,5 mm dick. Die Kieme wie gewöhnlich, in gerader Linie 2,8 cm messend; die Blätter ungefähr bis 7 mm lang bei einer Höhe bis 6. Das Geruchsorgan etwa wie gewöhnlich, nur länger, 2 cm lang bei einer fast durchgehenden Breite von 2,5 mm.

Die Lageverhältnisse der Organe der untern Körperhöhle ganz wie bei der vorigen Art.

Das weissliche Centralnervensystem ebenso abgeplattet wie bei der vorigen Art.

Der Aussenrüssel ganz wie oben, vom Mundporus ab 18 mm lang bei einer Breite hinten von 3; an denselben verlief vom Rücken ab nach vorn jederseits ein starker Retractor, sich gabelnd, der eine Zweig heftete sich etwa an der Mitte des Rüssels an, der andere mehr nach vorn. Vom Innenrüssel war das Vorderende mit dem Schlundkopf abgebissen, sonst verhielt derselbe sich wie gewöhnlich. Die Speicheldrüsen wie bei der typischen Art, 10—11 mm lang bei andern Durchmessern von 3 und 6 und von 5—6; sie waren durch Furchen oberflächlich lappig. — Die Speiseröhre wie bei der vorigen Art, aus der Vertiefung am Hinterende des Aussenrüssels frei hervortretend, schlängelte sie sich längs der linken Seite desselben hinab, passirte ganz dünn zwischen den Ganglien des Centralnervensystems, wurde weiter, bildete die gewöhnliche Schlinge und verliess links die untere Eingeweidehöhle; diese Strecke des Verdauungscanals mass vom Centralnervensystem ab 3 cm bei einem fast durchgehenden Durchmesser von 3 mm. Der Darm schien sich wie gewöhnlich zu verhalten. Die Leber an der Oberfläche hell schmutzig-gelblich, dunkler gelb an der Bruchfläche.

Die Niere violettgrau, (von vorn nach hinten) 15 mm lang bei einer Breite von 14 und einer Dicke bis 7 mm. Der Bau der gewöhnliche. Die linke Abtheilung wie gewöhnlich stark reducirt. — Die Nebenniere ein wenig heller, in der Quere 10 mm messend bei einer Höhe von 4 mm.

Das Pericardium 15 mm lang bei einer Höhe von 7. Die Aorta anterior sehr stark, von einem Durchmesser von fast 1 mm.

Das Ovarium wenig entwickelt, sich in Farbe kaum von der Leber unterscheidend, ohne entwickelte Geschlechtselemente. Die Schleimdrüse in der grössten Ausdehnung gelblich, nur links (Eiweissdrüse) weiss; die quere Länge betrug 14 mm, die von vorn nach hinten 18, die Dicke bis 7 mm; die ziemlich (3,5 + 3 mm) dicken Wände der engen Höhle fast glatt, vom gewöhnlichen Bau, in der grössten Strecke gelblich, links (Eiweissdrüse) kalkweiss. Die Höhle der Schleimdrüse setzte sich in einen ziemlich kurzen, aber starken Gang fort, der in die birnförmige, dickwandige Vagina übergeht, deren Durchmesser 6 mm betrug; am Ende etwas gebogen, öffnete sie sich in die Vulva.

3. *Harpa nablum* MART.

Taf. 47, Fig. 13—15.

Harpa articularis LAM., l. c. V. 10, p. 132.

Von der Art lag nur ein einziges und zwar männliches Individuum vor, bei Neu-Britannien (Südsee) gefischt und mir zur Untersuchung aus dem Hamburger Museum durch Herrn Prof. PFEFFER überlassen.

Das leider sehr erhärtete und verdrehte Thier liess sich auch leicht und unbeschädigt aus der Schale herausziehen, die eine Länge von 6 cm bei einer Breite bis 4 hatte; die Innenseite der Schale war (wie mitunter auch die von *H. ventricosa*) mit einem klebrigen Schleim überzogen, vom Schleimorgan stammend.

Die Farbe der Oberseite des fast ganzen Unterkörpers war dunkel braunroth, etwas heller an der Randpartie des Vorderfusses; die ganze Unterseite des Vorderfusses gelblich; die Unterseite des Hinterfusses röthlich, die Farbe hier aber meistens in Punkte und Fleckchen aufgelöst; der Hals des Fusses mehr roth mit dunklern Fleckchen, ebenso der Kopf, die Tentakel stark weisslich geringelt; einige weissliche Ringe kamen auch am Athemrohr vor, dessen Innenseite gelblich war; das Begattungsorgan roth, weiss punkirt. — Die Länge des Vorderfusses 1,8 cm bei einer Breite bis 3,5 cm, die Länge des Hinterfusses ungefähr 5 cm; die Athemröhre 13 mm lang, die Tentakel 10; der Penis fast 2 cm lang bei einer Breite bis 4,5 mm.

Die Formverhältnisse wie bei den andern Arten; ein medianer, der Länge nach laufender Rückenamm am Fusse war sehr ausgeprägt.

Die Lageverhältnisse der Organe der untern Eingeweidehöhle ganz wie bei den andern Arten. Die die Organe an einander klebende Bindesubstanz hier und da stark rothbraun pigmentirt.

Das Centralnervensystem (Fig. 13) weniger abgeplattet als sonst; die einhüllende Bindesubstanzkapsel durch zerstreutes Pigment etwas röthlichbraun; die Lage wie gewöhnlich weit nach vorn. Die Länge der obern Ganglienmasse 3, der untern 1 mm. Die cerebralen Ganglien (Fig. 13 *a*) oval; an ihrer Unterseite die an einander stossenden, etwas kleinern pleuralen (Fig. 13 *b b*); das längliche supra-intestinale (Fig. 13 *c*) sowie das subintestinale Ganglion (Fig. 13 *d*) mit dem gleichseitigen pleuralen durch eine ganz kurze Commissur verbunden; die buccalen Ganglien kurz gestielt.

Der Mundporus wie gewöhnlich. Der Aussenrüssel 17 mm lang bei einem Durchmesser hinten von 3; er ist an der obern Seite stark rothbraun pigmentirt; längs der ganzen Länge der Unterseite verläuft, derselben angeheftet, bis an das Hinterende jederseits ein starker flacher Muskel, ein Protractor proboscidis; an der Seite heften sich jederseits die zwei Zügel eines vom Rücken der untern Eingeweidehöhle kommenden starken Retractors an, der in einer Strecke über die Speicheldrüsen verläuft. Der sich durch die ganze Länge des Aussenrüssels erstreckende Innenrüssel ganz wie gewöhnlich. Die kurze Mundröhre von einer gefalteten, schwach gelblichen Cuticula überzogen. Der Schlundkopf wie bei der typischen Art, kaum 1 mm lang, mit hinten hervorragender Raspelscheide. An der Zunge und in der Raspelscheide ungefähr 100 Zahnplattenreihen; die lateralen Platten ganz farblos; die medianen, welche auch fast farblos waren, ungefähr 0,016 mm breit; sie sahen ganz ähnlich wie bei der typischen Art aus, nur war der mediane Haken vielleicht ein wenig länger.

Die Speicheldrüsen kalkweiss, oberflächlich gefurcht und lappig, 8 mm lang bei andern Durchmessern von 2 und 4, denen der vorigen Arten ganz ähnlich.

Die Speiseröhre ganz wie gewöhnlich, ihre Länge in der untern Eingeweidehöhle vom Centralnervensystem ab betrug 2,5 cm bei einem Durchmesser von 1,5—2 mm. Der Verlauf des Darmes wie bei den andern Arten. — Die Leber schwärzlich bleigrau, von schwarzen Adern und Fleckchen durchzogen, das Vorderende und die Aussenseite des Hodens überziehend, den obern Rand desselben aber frei lassend, von demselben sich fein wellenartig abgrenzend; die Höhe betrug vorn 16 mm, oben ist sie dünn, unten (bis 7 mm) dick. Die Leber reichte fast bis an die Spitze der Spina. In der Leber viele

mit einander communicirende kleine und kleinste Höhlen; das Organ scheint sich am Darmbogen (an der Leber) und nach unten in den Darm zu öffnen.

Das Schleimorgan hinten an der Decke der Kiemenhöhle dunkel schwarzblau, 11 mm breit bei einer Länge (von vorn nach hinten) von 8 mm, mit etwa 15 stark durchschimmernden Falten; das reichliche Secret kalkweiss. Die gebogene Kieme mit sehr dünnen und dicht stehenden Kiemenblättern, die eine Länge bis 7 bei einer Höhe bis 3 mm erreichten. Das Geruchsorgan ein wenig kürzer als die Kieme, etwas gebogen, 13 mm lang bei einer fast durchgehenden Breite von 4, die Höhe der Blätter bis 1 mm betragend. — Das Pericardium 8 mm lang bei einer Breite von 5; die Herzkammer 7 mm lang. Der Truncus aortae schon sehr stark; die starke Aorta ant. hier und da rothbraun pigmentirt, die Artt. pediaea, oesophagalis und proboscidalis sehr deutlich.

Die Niere an der Aussenseite violettschwarz, 18 mm breit, 10 (rechts) 5 (links) lang bei einer Dicke bis 5 mm; sie deckt mit ihrer linken Hälfte das Vorderende der Leber. Die Wände der flachen Höhle vom gewöhnlichen Bau, meistens dunkel chocoladebraun mit gelblichweissen Gefässen. Der linke Lappen der Niere wie gewöhnlich stark reducirt. Die Nebenniere braungelblich, etwa 10 mm breit bei einer Höhe bis 2,5.

Der graugelbliche Hoden den grössten Theil der Innen-(columellaren)Seite der Leber deckend und den ganzen obern Rand der Windungen bildend; das Organ ist ziemlich (bis 7 mm) breit, ganz unten schmaler; seine Höhe betrug vorn 10 mm, nach hinten war es in gewöhnlicher Weise schnell verschmälert. An Bruchflächen zeigte der Hoden auch den queren fasrigen Bau, indem er aus langen, dicht gedrängten, fast quer gehenden, cylindrischen Follikeln zusammengesetzt war; dieselben waren mit kleinen, spermatogenen Zellen ganz ausgefüllt, sowie mit den klaren, scharf contourirten, eigenthümlichen Körpern, die an einem Ende gleichsam eine feine Pore zeigten und eine Länge bis 0,04 mm erreichten; es waren aber keine reifen Geschlechtselemente vorhanden. — Vom untern Theile des Vorderendes der Drüse schien der Samengang auszugehen, welcher längs der Unterseite des Rectums verlief, dann offen sich auf die obere Wand der untern Körperhöhle fortsetzte, wo derselbe etwas geschlungen (Fig. 14 a) als vortretende Leiste an den Grund des Penis verlief. — Der Penis gross, zusammengedrückt, unten dicker, spitz zulaufend (Fig. 14 b),

ohne Randfurche, durch den dickern untern Theil (Fig. 15) verlief der Samenleiter bis an die Spitze.

4. *Harpa minor* MART.

Taf. 47, Fig. 16—25.

Von dieser Form lagen 4 Individuen vor, die 3 von MOEBIUS' Sammlungen 1874 bei Mauritius herrührend und mir von Herrn Prof. v. MARTENS (Berlin) zur Untersuchung überlassen; das 4. von derselben Localität aus dem Hamburger Museum stammend. Sie waren schon alle und ziemlich unbeschädigt aus der Schale hervorgezogen, aber alle leider ziemlich oder sehr erhärtet und verdreht. 2 waren männlich, die andern weiblich, aber von fast ganz übereinstimmender Grösse.

Die Farbe des Fusses war röthlichgrau oder schmutzig-röthlich, am Halse des Fusses und am Kopf sowie am Penis in röthliche Fleckchen aufgelöst; die obere Seite der Athemröhre mit röthlichen Querbändern¹⁾. — Die Breite des Vorderfusses etwa 2,5 cm betragend; die Länge der Athemröhre 11—13, die der Tentakel 6—8, der (ausgestreckte) Penis 13—15 mm lang.

Die Formverhältnisse wie gewöhnlich. Der hintere Theil des Fusses an allen Individuen abgestossen.

Die Lageverhältnisse der Eingeweide wie bei den andern Arten.

Die Organe der obern Wand der Kiemenhöhle schimmerten undeutlich durch. Hinten rechts zeigte sich das bei den 2 Individuen dunkel rothbraune oder braunrothe Schleimorgan, das bei dem einen aber nur röthlich war, indem die Farbe von dem massenhaften kalkweissen Secret verdrängt war; die Falten des Organs schimmerten immer sehr deutlich durch; die Breite desselben betrug 12—14 mm bei einer Länge (von vorn nach hinten) von 6—9; die Höhe der 10—12 einfachen Blätter bis 2 mm, sie waren roth; das Secret kalkweiss, sehr reichlich, in Wasser stark quellend und theilweise eine sehr klebrige gelatinöse Masse bildend. Vor jenem schien die starke Kieme durch; die Blätter derselben bis 4—6 mm lang bei einer Höhe von 3—4. Neben der linken Ecke der Kieme die pericardio-renale Oeffnung. — Das Geruchsorgan (SPENGL) der Biegung der Kieme folgend, fast so lang wie diese, von einer Länge von 10—14 mm bei einer Breite von 4. — An der untern Wand der

1) QUOY u. GAIMARD (l. c. p. 620) zu Folge ist die rothe Farbe des Thieres sehr stark.

Kiemenhöhle zeigte sich hinten bei dem Weibchen die starke gelbe Schleimdrüse, längs deren vordern Rande das Rectum verlief, in der meistens röthlichen Analpapille (Fig. 16 *a*) endigend; ausserhalb und etwas oberhalb derselben die Vulva. Beim Männchen verlief der Samenleiter unterhalb des Rectums in etwas mehr als seiner linken Hälfte, bog dann nach vorn und verlief, schon aussen durchschimmernd, mehr oder weniger geschlängelt (Fig. 16 *b*) in der obern Wand der untern Eingeweidehöhle an den Grund des starken Penis (Fig. 16 *c*). Diese obere Wand dick, stark musculös, liess sonst nirgends die unterliegenden Eingeweide durchschimmern.

Das Centralnervensystem (Fig. 17) nicht sehr abgeplattet. Die graulichen Ganglien dicht an einander gedrängt. Bei allen Individuen wurden die Otocysten (Fig. 18) ausserhalb des Vorderendes oder der Mitte der pedalen Ganglien liegend gesehen, von einem Durchmesser von 0,4 mm; der kugelförmige, gelbe Otolith von einem Durchmesser von 0,24 mm.

Der Aussenrüssel bei den 3 Individuen an Länge 12—15 mm messend, bei einem Durchmesser am Hinterende von 2—3 mm; die Formverhältnisse wie gewöhnlich, die obere Seite roth oder röthlich pigmentirt. Dicht am Vorderende des Innenrüssels (Fig. 20 *aa*) wie gewöhnlich (Fig. 20) der kleine (etwa 1 mm lange) Schlundkopf; an die Seiten desselben heftet sich ein Paar vom Innenrüssel gelöste, mehrschwänzige Muskel. An der untern Seite der Zunge fanden sich 17—23—25 Zahnplattenreihen, an der obern und in der Raspelscheide 78—80—86 entwickelte und etwa 2 unentwickelte; die Gesamtzahl der Zahnplattenreihen somit 103, 105 und 108. Die medianen Zahnplatten (Fig. 21 *a*) sehr schwach gelblich, von einer Breite bei den 2 Individuen von 0,029, bei dem 3. (♀) und 4. (♂) von 0,034 mm, mit spitzem Haken und am Grunde desselben ein kleiner Dentikel und mehr nach aussen ein stärkerer; die lateralen Platten farblos, etwa 0,035 mm breit (Fig. 21 *bb*). Die Hülle der Raspelscheide war hinten roth pigmentirt (Fig. 20 *c*).

Die gelblichweissen Speicheldrüsen 8—10 mm lang bei einem Durchmesser von 2—3 mm, stärker als gewöhnlich lappig.

Die Speiseröhre die gewöhnliche Schlinge bildend; ihre Länge 2—2,25 cm (vom Centralnervensystem ab) bei einem Durchmesser von meistens 2 mm. Die Fortsetzung verläuft nach links längs der hintern Wand der untern Körperhöhle, verlässt dieselbe in der linken Ecke, steigt an dem Vorderende der Leber hinauf, verläuft eine Strecke längs des oberen Randes der Niere, steigt hinab (beim Weibchen

zwischen der kugelförmigen Blase [s. unten] und dem linken Rande der Eiweissdrüse), biegt dann rechts und verläuft als Rectum an die Analpapille (beim Weibchen längs des untersten Theils der Schleimdrüse [Fig. 25 *h*]); das Rectum hatte eine Länge von 12—13 mm bei einem Durchmesser von 2 mm. Die Verdauungshöhle war immer leer.

Das Pericardium 7 mm lang; die pericardio-renale Oeffnung (bei einem Individuum) deutlich. Die Aorta anterior von gewöhnlicher Stärke.

Die Niere bräunlichgrau, fein dunkler röthlich punktiert, 13—14 mm breit bei einer Länge (von vorn nach hinten) von 6—7; die Blätter der vordern sowie der hintern Wand der Höhle sehr stark. — Die Nebenniere heller als die Niere, 8 mm breit, der andere Durchmesser 2—2,5 mm¹⁾.

Die Leber etwa 2 Windungen bildend, von gewöhnlicher Form (Fig. 25 *a*), schmutzig hell röthlich- oder gelblichgrau; die innere (columellare) Seite und der obere Rand zeigen sich aussen mehr graulich, indem dieselben von dem Hoden oder Eierstock bekleidet sind. An Durchschnitten zeigte sich die Grenze zwischen der Geschlechtsdrüse und der Leber sehr ausgeprägt, auch durch die gelbe Farbe der letztern. Der Bau war der gewöhnliche feinlappige; in der Substanz kamen, besonders vorn, grössere und kleinere, meistens communicirende Höhlen vor (Fig. 23 *b*).

Bei den vorliegenden Männchen fehlte (abgerissen) mit dem grössten Theil der Leber auch der Hoden. Der Verlauf des Samenleiters (Fig. 16 *b*) als ein in seiner ganzen Länge geschlossener Canal ist oben erwähnt. Der mächtige (bei dem einen untersuchten Individuum nach vorn geschlagene) Penis ist sichelförmig, zugespitzt (Fig. 16 *c*), am untern Rande dicker; diesem genähert verläuft der ganzen Länge des Organs nach bis an die Oeffnung an der Spitze der Samenleiter.

Beim Weibchen zeigte sich der die Innenseite und den obern Rand der Leber bekleidende Eierstock (Fig. 22 *a*, 23 *a*) schon durch die Farbe von der letztern ausgeprägt, die Spitze der Eingeweidewindungen war vom Eierstock allein gebildet (Fig. 22). An senkrechten Querschnitten der obern Windung der Eingeweidemasse zeigt der Eierstock sich noch stärker als aussen von der Leber ausgeprägt durch viel stärkere gelbe Farbe und durch den gleichsam querstreifigen

1) In der Höhle der Nebenniere fand sich ein 6 mm langer Nematode, der einen Durchmesser bis etwa 0,4 mm hatte.

Bruch; er hat höchstens ein Drittel der Breite der Leber (Fig. 23). Der Eierstock ist aus dicht gedrängten, einfachen, selten gabligen, cylindrischen, quer gehenden Röhren gebildet, die meistens einen Durchmesser von 0,18—0,22, mitunter bis 0,3 mm hatten. Sie waren mit ölartigen Körpern von rundlicher oder ovaler Form und von einem zwischen 0,016 und 0,04 mm schwankenden Durchmesser ganz angefüllt; unter denselben fanden sich ganz spärlich grössere, eizellenähnliche Körper.

Der rechte Theil der vordern Genitalmasse (Schleimdrüse) von dem Secret des Schleimorgans und diesem selbst gedeckt (dessen Blätter sich zum Theil am obern Rande der Schleimdrüse anhefteten); der linke Theil (Eiweissdrüse etc.) von der Niere gedeckt und mit derselben verwachsen, die letztere musste weggezupft werden, um die Theile des Genitalorgans klarzulegen. Neben dem Hauptgallengang an der Umbiegungsstelle des Darms schien ein Eiergang hervorzutreten und sich mit der vordern Genitalmasse zu verbinden. Die Verhältnisse dieser letztern schienen bei den beiden Individuen ganz übereinstimmend, die einzelnen Theile aber zu erhärtet, um ihre Verbindungen unter einander mit Sicherheit bestimmen zu lassen. Ganz links und an die Leber stossend findet sich ein weissliches, kugelförmiges Organ von 4—5 mm Durchmesser (Fig. 25 *b*), das sich in einen dicken, ziemlich kurzen Ausführungsgang fortsetzt (Fig. 25 *c*); die Wand dieses Organs, wahrscheinlich einer Samenblase, nicht ganz dünn, sein Inhalt waren kleine Zellen und ähnliche wurmartige Körper, wie sie sich im Hoden der *Harpa ventricosa* fanden; der Ausführungsgang dieser Blase schien sich mit der Eiweissdrüse zu verbinden. Diese letztere (Fig. 25 *d*) bildet das linke Ende der grossen Schleimdrüse; sie ist weisslich oder kalkweiss, etwa 7—8 mm breit, gehört mehr der vordern Wand der Schleimdrüse an, eine Fortsetzung steigt aber an der hintern Wand hinab. Die Schleimdrüse (Fig. 25 *e*) selbst ist röthlichgrau, abgeplattet, etwas biconvex, der untere Rand (neben welchem das Rectum [Fig. 25 *h*] verläuft), ein wenig dicker als der obere; an beiden Seiten, besonders an der obern, fast eben; ihre Breite betrug 13—14 mm bei einer Höhe bis 9—11 und einer Dicke von 3,5 mm. Der Bau der gewöhnliche, die Wände der engen Höhle mit schwachen, senkrechten Furchen. Am rechten Ende setzt sich die Höhle in einen ziemlich kurzen (5 mm), aber starken Gang fort (Fig. 25 *f*, 26 *f*), der nach hinten aufsteigt und in einen nach vorn umbiegenden, gestreckt birnförmigen Sack übergeht, der bei einem Durchmesser von 2,5—3 mm im Ganzen 8—9 mm

lang, nach aussen verschmälert und mehr rechts verlaufend in die Vulva (Fig. 24 *g*, 25 *g*) endigt. Diese Vagina ist sehr dickwandig, ihre Höhle war leer.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 47.

Harpa ventricosa LAMARCK.

Fig. 1. Kopf mit den Tentakeln (Ophthalmophoren).

Fig. 2. Die obere Wand der untern Eingeweidehöhle ist weggenommen; *a* rechte Speicheldrüse, *b* Vorderende des Aussenrüssels, *c* linke Speicheldrüse (zwischen den Drüsen verläuft die Speiseröhre), *d* Schlinge des magenartigen Darms, *e* Aorta anterior.

Fig. 3. *a* Aussenrüssel mit längs der Seite verlaufender Speiseröhre, *b* Schlinge des magenartigen Darms.

Fig. 4. Vorderende des Innenrüssels von der Unterseite, mit durchschimmerndem Schlundkopf; *a* Mundöffnung des Innenrüssels, *b* Anfang der Speiseröhre. 100 : 1.

Fig. 5. Hinterende der Raspelscheide, von oben. 750 : 1.

Fig. 6. Stück der Raspel, von der obern Seite; *a* mediane, *bb* laterale Platten. 750 : 1.

Fig. 7. Mediane Platten, von der untern Seite. 750 : 1.

Fig. 8. Laterale Platten, vom Innenrand. 350 : 1.

Fig. 9. Hervorgestreckter Innenrüssel.

Fig. 10. *a* Stück der Speiseröhre, *bb* Speicheldrüsengänge (aus dem Innenrüssel). 55 : 1.

Fig. 11. Wurmähnliche Körper aus dem Hoden. 750 : 1.

Fig. 12. Spitze der Windungen der obern Eingeweidemasse (Hoden).

Harpa nablum MART.

Fig. 13. Der obere Theil des Centralnervensystems, von der Unterseite; *a* Ganglia cerebralia, *bb* Ganglia pleuralia, *c* Ganglion supra-intestinale, *d* Ganglion subintestinale.

Fig. 14. *a* Samenrille, *b* Penis.

Fig. 15. Senkrechter Querschnitt durch den Penis, *a* quer durchschnitener Samengang in der dickern Randpartie.

Harpa minor MART.

Fig. 16. *a* Rectum mit Anus, *b* durchschimmernder Samengang, *c* Penis.

Fig. 17. Das Centralnervensystem, von oben; *a* cerebrale Ganglien, *bb* pleurale Ganglien, *c* subintestinales, *d* supraintestinales Ganglion.

Fig. 18. Otocyste mit Otolith. 100 : 1.

Fig. 19. Tentakel, von der Unterseite; *a* Mundporus.

Fig. 20. Schlundkopf, von oben. Im *aa* Innenrüssel der Schlundkopf, *c* Hinterende der Raspelscheide. 100 : 1.

Fig. 21. Stück der Raspel, von oben; *a* mediane, *bb* laterale Platten. 750 : 1.

Fig. 22. Senkrechter Durchschnitt der obern Körperwindung; *a* Eierstock, *b* Leber.

Fig. 23. Oberes Ende der Eingeweidemasse; *a* Leber, *b* Eierstock.

Fig. 24. Rechtes Ende der vordern Genitalmasse, von vorn; *e*, *f*, *g* wie in Fig. 25.

Fig. 25. Vordere Genitalmasse von der Vorderseite; *a* Niere, Leber, *b* Samenblase mit *c* ihrem Ausführungsgang, *d* Eiweissdrüse, *e* Schleimdrüse, *f* Vagina, *g* Vulva, *h* Rectum.

Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*.

Von

Prof. Dr. Th. Boveri in Würzburg.

Hierzu Tafel 48—50.

Vor Kurzem habe ich in einer vorläufigen Mittheilung (2) gewisse, für die Axenbestimmung des Echinidenkeims in Betracht kommende Structurverhältnisse des *Strongylocentrotus*-Eies beschrieben, nebst einigen Versuchen, die durch das Vorhandensein dieser Merkmale ermöglicht werden. Für die ausführliche Darstellung schien es mir zweckmässig zu sein, den hier folgenden rein descriptiven Theil von dem experimentellen zu trennen.

Die Frage der Polarität des Seeigeleies ist in den letzten 10 Jahren vielfach discutirt worden, und wir sehen in der entwicklungsphysiologischen Literatur viel Scharfsinn darauf verwendet, auf indirectem Weg festzustellen, was durch Beobachtung zu ermitteln nicht möglich schien: ob und wie die Polarität der Larve auf die der Furchung und schliesslich auf eine bestimmte Structur des Eies zurückzuführen sei.

Bei diesen Bemühungen war ganz vergessen worden und ist so auch mir erst nach Abschluss meiner Untersuchungen zur Kenntniss gelangt, dass SELENKA schon im Jahr 1883 (15) für das *Strongylocentrotus*-Ei einige Eigenthümlichkeiten beschrieben hat, durch welche eine Identificirung der Axen auf verschiedenen Stadien ohne Weiteres ermöglicht wird; SELENKA hat die im Folgenden genauer zu beschreibende Pigmentirung und auch einiges, was mit dem von mir aufgefundenen Canal der Gallerthülle in Zusammenhang steht, beobachtet. Eine wirkliche und zutreffende Feststellung des Sachverhalts geben seine Untersuchungen jedoch nicht; für die Beziehung der Polarität des Eies zu der der Ovocyte sind die ihm zur Verfügung stehenden Merkmale nicht genügend gewesen, bei der Ableitung der Larvenpolarität aus der des Eies hat er aber einen Fehler gemacht, so dass

er das Verhältniss gerade umgekehrt darstellte, wie es wirklich ist. Unter diesen Umständen wird eine etwas eingehendere Beschreibung der verschiedenen Stadien gerechtfertigt sein.

Es verdient erwähnt zu werden, dass DRIESCH durch eine Reihe von Experimenten zu einer Auffassung der Polaritätsverhältnisse des Echinidenkeims gelangt ist, die durch meine Beobachtungen eine vollkommene Bestätigung findet, freilich keine unnöthige. Denn wie die Beobachtung des normalen Verlaufs häufig Schlüsse nahe legt, für die der Beweis erst durch das Experiment erbracht werden kann, so findet bei der Feststellung der Schicksale, die ein bestimmter Theil bei der normalen Entwicklung erleidet, das Umgekehrte statt; hier führt nur die directe Verfolgung dieses Theils von einem Zustand zum andern zu einem exacten Ergebniss. So wahrscheinlich also auch z. B. nach den letzten Versuchen von DRIESCH (4) seine Annahme war, dass das Mesenchym der Larve am Mikromerenpol entstehe, bewiesen kann dies nur dadurch werden, dass sich Kennzeichen auffinden lassen, welche gestatten, zur Zeit der Mesenchymbildung den Mikromerenpol noch zu erkennen. Die dem *Strongylocentrotus*-Ei eigenthümliche Pigmentirung liefert diese Möglichkeit. Sie bringt aber damit nicht nur die definitive Entscheidung in der Frage nach dem normalen Verlauf, sondern gewährt auch, wie schon in meiner vorläufigen Mittheilung gezeigt, die Grundlage zu weiteren Versuchen, die bisher nicht ausführbar waren.

Meine Beobachtungen sind in Villefranche gemacht; an den Eiern sämtlicher Weibchen, die ich dort geprüft habe — es waren gewiss mehr als 50 — habe ich den charakteristischen Pigmentring gefunden¹⁾, wenn auch in sehr verschiedener Deutlichkeit. Diese Unterschiede beruhen zum Theil auf verschiedener Menge, zum Theil auf verschiedener Intensität des Pigments. An den Ovarien, noch besser an den ausgeflossenen und am Boden eines Gefässes angesammelten Eiern kann man mit blossem Auge beträchtliche individuelle Verschiedenheiten in der Färbung der Eier constatiren. Hat man die Eier verschiedener Weibchen neben einander, so zeigt sich sowohl die Nuance des Roth in allen Abstufungen zwischen Englischroth und Orange wechselnd, als auch dessen Intensität sehr variabel. Am schärfsten fand ich den Pigmentring gewöhnlich bei intensiv ziegelrothen Eiern ausgeprägt, ohne dass sich dies ausnahmslos bestätigt hätte. Eine

1) Ein einziges Ei ist mir unter sonst typisch pigmentirten vorgekommen, das völlig pigmentlos war. Es furchte sich in regulärer Weise.

Beziehung der Eifärbung zu der bekanntlich ziemlich variablen Färbung der Mutterthiere konnte nicht nachgewiesen werden.

Auch da, wo der Pigmentring schwach entwickelt ist, ist er doch so deutlich, dass man sich wundern müsste, wie er so vielen Beobachtern hat entgehen können, wenn nicht daran zu denken wäre, dass sich die *Strongylocentrotus*-Eier an verschiedenen Oertlichkeiten hinsichtlich der Ausbildung der Pigmentzone verschieden verhalten. Es ist jedenfalls bemerkenswerth, dass der einzige Autor, der sie bisher erwähnt hat, SELENKA, seine Beobachtungen wie ich in Villefranche angestellt hat. Auch eine gelegentliche, offenbar auf Neapler Material sich beziehende Bemerkung von DRIESCH (3), dass das *Strongylocentrotus*-Ei pigmentlos sei, verdient hier angeführt zu werden. Es wird nicht uninteressant sein, den Variationen, die hier vorzuliegen scheinen, nachzugehen.

Einige Worte sind zu sagen über das Untersuchungsverfahren. Alle Stadien wurden im Leben beobachtet und, soweit sie unbeweglich sind, auch lebend gezeichnet. Die beweglichen Larven wurden durch Zusatz von Formol unter das Deckglas getödtet und dann sofort gezeichnet. Am conservirten Object die Pigmentirung zu erhalten, scheint nicht möglich zu sein. Ich konnte allerdings an Eiern, die in Formol + Seewasser eingelegt waren und im Dunkeln gehalten wurden, den Pigmentring noch nach 14 Tagen demonstrieren; aber allmählich wird der Farbstoff auch hier vollständig ausgezogen.

Von grosser Wichtigkeit für die Identificirung der Axen von Ei und Ovocyte war die Untersuchung der lebenden Objecte in Seewasser, das durch Tuschezusatz schwarz gefärbt war. Die käufliche flüssige Tusche hat eine solche Färbungskraft, dass die kleinen Mengen, die man dem Seewasser zusetzen muss, um dasselbe tief dunkel zu machen, für die Eier nicht schädlich sind. Ich verfuhr in der Weise, dass zu den unter dem Deckglas in einfacher Schicht liegenden Eiern das geschwärzte Wasser vom Rand her zugesetzt und durch Absaugen von der andern Seite zwischen den Eiern vertheilt wurde. Es zeigt sich dann sowohl um die freien Ovocyten wie um die Eier ein breiter durchsichtiger Hof: die für gewöhnlich nicht sichtbare Gallerthülle, in welche die Tusche nicht eindringt. Nach einigen Minuten lässt sich in jeder Gallerthülle in annähernd radialer Richtung ein Tuschestreifen erkennen, der bis an die Eioberfläche heranreicht und hier gewöhnlich fein ausläuft, während er sich nach aussen trompetenartig erweitert. Es existirt also an dieser Stelle ein die ganze Dicke der Hülle durchsetzender Canal, der in Fig. 1—8 (Taf. 48) auf verschiedenen Stadien

dargestellt ist. Diese Bilder sind in so fern nicht naturgetreu, als in Wirklichkeit die Gallerthülle hell und der sie umgebende Grund dunkel ist; die dunkle Umgebung geht continuirlich in den gleichfalls dunkeln Inhalt des Canals über.

Das früheste Stadium, bis zu dem ich die Polarität des Keims zurück verfolgen konnte, ist das der Ovocyte 1. Ordnung, des sog. unreifen Eies, wie es, völlig ausgewachsen, frei im Lumen des Ovariums flottirt. Zwei derartige Ovocyten sind in Fig. 1 und 2 (Taf. 48) dargestellt, die erste im optischen Durchschnitt, die zweite zugleich mit Wiedergabe der Oberfläche. Beide sind so orientirt, dass der durch den Gallertcanal gehende Durchmesser senkrecht zur Mikroskopaxe steht, und zeigen in völlig übereinstimmender Weise, dass das Keimbläschen gegen den Gallertcanal excentrisch gelagert und auf seiner Innenfläche abgeplattet und leicht eingezogen ist. Diese Eigenthümlichkeiten lassen sich in gleicher Weise bei allen Ovocyten constatiren. Der Gallertcanal fällt sonach mit der Axe der Ovocyten zusammen, und zwar trifft er, wenn wir die für das ganze Thierreich gültigen Bezeichnungen anwenden, auf deren animalen Pol. Während in Fig. 2 ein kleiner Protoplasmahöcker in den Gallertcanal hineinragt, ist in der Ovocyte der Fig. 1 ein anderes Verhalten zu erkennen, das ich allerdings nur in diesem einzigen Fall beobachtet habe. Es macht den Eindruck, als setze sich der Canal in gewisse Structuren des Protoplasmas fort; man sieht von seinem inneren Ende aus undeutliche Faserzüge gegen die Membran des Keimbläschens ausstrahlen. Das Pigment ist in Gestalt winziger Tröpfchen ganz gleichmässig in der Eirinde vertheilt.

Fig. 3–5 illustriren den Vorgang der Richtungskörperbildung, der uns hier nur hinsichtlich seiner Localisirung interessirt. In allen von mir beobachteten Fällen, mit Ausnahme des in Fig. 5 gezeichneten Eies, treten beide Richtungskörper in den Gallertcanal hinein, der sich dabei stark erweitert. Fig. 3 zeigt dies für den ersten Richtungskörper; unter ihm im Protoplasma erkennt man die Sphären der zweiten Richtungsspindel, deren Axe hier noch tangential steht. Fig. 4 ist unmittelbar nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers gezeichnet, der gleichfalls in dem Canal liegt und den ersten vor sich her geschoben hat. Diese constante Beziehung zu dem Gallertcanal lehrt somit, dass die Richtungskörper stets an derselben Stelle, nämlich genau am animalen Pol, gebildet werden, und auch das Ei der Fig. 5, wo nur der zweite in dem Canal liegt, bestätigt diesen Satz.

Das zuletzt erwähnte Ei ist das einzige, welches ich unmittelbar nach der Richtungskörperbildung beobachtet habe; der vor Kurzem gebildete, noch kleine Eikern liegt noch ganz in der Peripherie. Das Ei lehrt, dass noch auf diesem Stadium das Pigment vollständig gleichmässig vertheilt ist, dass also die Pigmentwanderung erst im Ei selbst vor sich geht. Ich muss hier der Angabe SELENKA's (15, p. 34) widersprechen, nach der die Pigmentzone schon im unreifen Ei vorhanden sein soll. So viele Ovocyten ich gesehen habe, stets fand ich in ihnen und während der Richtungskörperbildung das Pigment diffus vertheilt.

Leider ist mir kein einziges Ei zu Gesicht gekommen, welches ein Stadium der Umordnung des Pigments dargeboten hätte. Man kann sich also vorläufig nur aus dem Endresultat den Vorgang construiren, der darin besteht, dass die Pigmentkörnchen der animalen Eihälfte in die vegetative rücken und dass zugleich in dieser der unterste Abschnitt, dessen Volumen sich nach meinen Skizzen in manchen Fällen auf fast $\frac{1}{10}$, in andern auf nur etwa $\frac{1}{20}$ von dem des ganzen Eies berechnet, von Pigment frei wird. So finden wir also nun das Pigment in einer gürtelförmigen Zone, und sowohl seine dichtere Lagerung wie auch der Contrast gegenüber den jetzt ungefärbten Theilen machen es zu einer sehr auffälligen Erscheinung.

Dass der Ring wirklich der vegetativen Hälfte des Eies angehört und auf der Eiaxe senkrecht steht, dies lehrt, in Ermanglung der directen Beobachtung seiner Ausbildung, mit voller Sicherheit seine Lagerung zu dem Canal der Gallerthülle. Stets stösst dieser Canal auf die Mitte der unpigmentirten Eihälfte, die wir sonach als die animale zu bezeichnen haben (Fig. 6 und 7, Taf. 48).

Ueber den Ring selbst sei noch Folgendes gesagt. Die Körnchen liegen in ihm so dicht, dass sie bei der Vergrösserung, mit der meine Abbildungen gezeichnet sind, kaum mehr einzeln unterschieden werden können; sie stellen in ihrer Gesamtheit ein ziemlich gleichmässiges Band dar, das besonders im optischen Durchschnitt ungemein scharf und charakteristisch hervortritt. Die Breite des Rings ist bei verschiedenen Weibchen etwas verschieden, in manchen Fällen überschreitet er den Aequator, in den meisten erreicht er ihn kaum. Stets ist der untere enge Rand schärfer begrenzt als der weite, hier sind die Pigmentkörnchen nicht so dicht gehäuft und verlieren sich allmählich, so dass eine Grenze oft kaum anzugeben ist.

Die Concentration des Pigments auf eine ganz bestimmte Zone setzt Veränderungen oder Verschiebungen im Protoplasma voraus, die

dessen Constitution von der Plasmaorganisation der Ovocyte verschieden machen, jedoch unter Beibehaltung der ursprünglichen Polarität. Die Verfolgung der Entwicklung wird zeigen, wie jeder der 3 Bereiche des Eies, welche durch den Pigmentring unterscheidbar werden, einem der drei Primitivorgane der Larve entspricht; wir werden also annehmen dürfen, dass die Umbildungen, die wir aus der Pigmentwanderung erschlossen haben, auf die Schaffung bestimmter Unterschiede zur Bildung jener Primitivorgane abzielen. Diese Betrachtung führt dazu, auch für die Eier anderer Seeigel-Arten, bei denen die charakteristische Pigmentirung fehlt, die Entwicklung aber mit der des *Strongylocentrotus* übereinstimmt, eine entsprechende Differenzirung des Plasmas zu erwarten, wenn wir auch nichts davon wahrnehmen können. Immerhin liegt eine sehr interessante Literaturangabe in dieser Beziehung vor: MORGAN (11) hat beobachtet, dass in den Eiern von *Arbacia punctulata* auf dem Vierzellenstadium, ausnahmsweise schon auf dem Zweizellenstadium, eine Wanderung des bei dieser Species sehr reichlichen dunkelrothen Pigments stattfindet, durch welche der Pol, an dem später die Mikromeren auftreten, pigmentfrei wird. Er betont ausdrücklich, dass er niemals etwas derartiges im ungefurchten Ei beobachtet habe. Seine Schlussfolgerung lautet, „that as early as the two cell stage the protoplasm of the *Arbacia* egg is not isotropic but even at this time the micromere field is foreshadowed“. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass dieser von MORGAN beobachtete Vorgang der gleiche ist, den wir bei *Strongylocentrotus* in der Bildung der pigmentlosen Kappe des Eies kennen gelernt haben, woraus sich ergibt, dass die in Rede stehende Umlagerung bei verschiedenen Seeigelarten auf verschiedenen Stadien eintritt. Da bis zum Vierzellenstadium jede Blastomere des Echinidenkeims alle Zonen des Eies vom animalen zum vegetativen Pol enthält, ist die Möglichkeit vorhanden, dass noch zu dieser Zeit die gleiche Plasmadifferenzirung zu Stande kommt wie auf dem Stadium des ungefurchten Eies.

Besonderes Augenmerk habe ich darauf gerichtet, ob sich das Plasma in den verschiedenen Zonen des Eies optisch unterscheiden lässt oder ob vielleicht durch unsere Conservirungs- und Färbungsmethoden solche Unterschiede aufgedeckt werden können. Bisher waren jedoch diese Bemühungen vergebens. Eine Zeit lang glaubte ich, an Schnitten von *Echinus*-Eiern, die kurz nach der Befruchtung in Pikrinessigsäure conservirt und dann mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden waren, in einer an vielen Schnitten auftretenden dunklern

Färbung eines Segments eine unserer Polarität entsprechende differente Beschaffenheit des Eisplasmas vor mir zu haben. Die Untersuchung von Stadien jedoch, die aus der Stellung der Theilungsfigur die Axe bestimmen liessen, ergab, dass jene dunkler färbbare Zone in jedem Winkel zur Axe stehen kann, so dass hier wohl an ein Artefact, vielleicht durch einseitiges Zutreten der Conservirungsflüssigkeit bedingt, gedacht werden muss. So sicher also auch gewisse plasmatische Verschiedenheiten vorhanden sind — die neuen Ergebnisse von DRIESCH (4) über die verschiedene physikalische Beschaffenheit animaler und vegetativer Blastomeren bestätigen dies in schlagendster Weise —, so wenig sind sie bis jetzt im Leben optisch nachweisbar oder mikrochemisch zur Darstellung zu bringen.

Fig. 6 und 7 (Taf. 48) zeigen, dass der Gallertcanal nach der Ausstossung der Richtungskörper wieder eng wird; ich habe ihn an vielen Eiern noch enger gefunden als an den abgebildeten. Ganz ähnlich wie an der Ovocyte (Fig. 2) sieht man auch jetzt nicht selten einen kleinen Protoplasmahöcker in den Canal vorspringen (Fig. 6). Diesen Hügel des reifen Eies hat schon im Jahre 1878 SELENKA (14) bei *Toxopneustes variegatus* beobachtet und als „Dotterhügel“ bezeichnet. Er ist in seiner fig. 6 (tab. 1), wahrscheinlich auch in fig. 7 (tab. 2) zu erkennen. Doch hat SELENKA nur den Protoplasmahöcker, nicht aber den Canal der Gallerthülle gesehen. Dass dieser Dotterhügel des Eies mit der ganz gleich aussehenden Bildung, die ich an manchen Ovocyten beobachtet habe, identisch sei, ist ausgeschlossen. Denn gerade da, wo er sich befindet, haben sich ja in der Zwischenzeit die Richtungskörper abgeschnürt. Der Dotterhügel des Eies ist also eine Neubildung. Da er sehr inconstant ist, bei den Eiern mancher Weibchen überhaupt gar nicht vorkommt, wird man ihm kaum irgend welche Function zuschreiben können; sein Vorhandensein dürfte vielmehr rein physikalisch durch die unter gewissen Umständen am Gallertcanal gegebenen Verhältnisse bedingt sein. In gleicher Weise wäre das Auftreten eines Dotterhügels an manchen Ovocyten zu erklären.

Die auffallendste Erscheinung an dem völlig reifen Ei unseres Seeigels ist die von der erkannten Polarität des Plasmakörpers völlig unabhängige Lage des Eikerns. Sie ist ja auch die Ursache, dass die bisherigen, ohne Kenntniss des Pigmentrings unternommenen Versuche einer Axenbestimmung nicht zu einem sichern Resultat führen konnten. Die in Fig. 6 und 7 gezeichneten Eier geben zwei verschiedene Stellungen des Eikerns wieder; eine

Vergleichung sehr vieler Eier lehrte, dass alle denkbaren vorkommen. Stets fand ich den Eikern excentrisch gelagert, und zwar scheint diese Excentrität gleich stark zu sein, in welcher Zone auch der Kern liegen mag. Durch diese excentrische Lage wird ein Durchmesser des Eies ausgezeichnet, der in Fig. 6 und 7 durch eine punktirte Linie angedeutet ist. Er kann bei seiner zu der Polarität des Plasmakörpers vollkommen variablen Lage auf den Namen einer „Eiaxe“, als welcher er bisher bezeichnet worden ist, keinen Anspruch machen.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass der Eikern von seinem Entstehungsort am animalen Pol unter Umständen sehr beträchtlich wandert, und es wäre in mehrfacher Hinsicht von Wichtigkeit, zu verfolgen, was mir wegen Mangels an Zeit nicht möglich war, wie sich diese Wanderungen in verschiedenen Eiern sowohl zeitlich als bezüglich des eingeschlagenen Weges verhalten.

Wie die Bildung der Richtungskörper, so interessiren uns auch die Befruchtungsvorgänge hier nur in so fern, als sie durch die Polarität des Eies beeinflusst werden. Es wird von allen Beobachtern übereinstimmend berichtet, dass das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle in das Ei eindringen kann, und selbst wenn man annehmen wollte, dass bei dem bisherigen Mangel einer Orientirung dieser Angabe nicht viel Gewicht zukomme, so würde doch durch die Thatsachen der Polyspermie bewiesen, dass sich Spermatozoen mit dem Ei an dessen ganzer Oberfläche vereinigen können. Aber schon der Verlauf der normalen Befruchtung lässt an dieser Thatsache kaum einen Zweifel. Man weiss, dass die auf das Ei zustrebenden Samenfäden in der Gallerthülle einen gewissen Widerstand finden, dass sich einem von ihnen, wenn es bis auf gewisse Entfernung nahe gekommen ist, der Empfängnisshügel entgegenwölbt, um den Spermakopf zu umfliessen.

Nachdem ich gefunden hatte, dass die Gallerthülle an einer bestimmten Stelle von einem Canal durchsetzt wird, lag es nahe, bei dem Zusammentreffen von Ei und Samen auf diese Stelle besonders zu achten. Ich nahm zu diesem Behuf die Besamung in leicht geschwärztem Seewasser vor, so dass der Gallertcanal gerade sichtbar wurde, ohne dass sich das, was in ihm vorging, der Beobachtung entzog. In den meisten Fällen, die ich verfolgt habe, war es ein den Gallertmantel an beliebiger Stelle durchsetzendes Spermatozoon, welches die Befruchtung ausführte. In Fällen dagegen, wo der Samen in der

Richtung des Gallertcanals auf das Ei zuströmte und wo dann ein Spermatozoon schon sehr frühzeitig an die äussere Mündung des Gallertcanals gelangte, sah ich öfters, wie dasselbe fast momentan bis an die Eioberfläche vordrang und sich in den Dotterhügel einsenkte. Ein solcher Fall, den ich von Anfang an verfolgt habe, ist in Fig. 8 dargestellt, auf einem Stadium, wo sich gerade die Dotterhaut abgehoben hat und der Schwanz des Spermatozoons in den periovulären Flüssigkeitsraum hineinragt. Wir können also sagen, dass am animalen Pol wenigstens eine gewisse Prädispositionsstelle für das Eindringen des Samenfadens vorhanden ist.

Mit der Abhebung der Dotterhaut wird das Ei in seinen Hüllen beweglich; und dass sich die Keime wirklich drehen, habe ich während der Furchung durch Darstellung des Gallertcanals mit Tusche vielfach constatirt.

An dieser Stelle seien einige Bemerkungen über die Entstehung und die Bedeutung des Gallertcanals eingeschaltet. Ich habe versucht, an conservirten Ovarien über seine Bildung ins Klare zu kommen, vermochte aber bei der angewandten Fixirung (Pikrinessigsäure) die Gallerthülle in keiner Weise zur Anschauung zu bringen. Ich muss mich daher damit begnügen, hier auf die Beobachtungen zu verweisen, die SELENKA (14) an dem in dieser Beziehung wohl günstigeren *Toxopneustes variegatus* angestellt hat. Dieser Forscher konnte hier an den der Ovarialwand aufsitzenden Ovocyten die Entstehung des Gallertmantels verfolgen, und zwar glaubt er ihn als ein Ausscheidungsproduct der „äussern Dotterschicht“ ansehen zu müssen. Von Wichtigkeit ist nun seine Beobachtung, die ich für *Strongylocentrotus* bestätigen kann, dass die Ovocyten auf gewissen Stadien birnförmig sind und mit dem verjüngten Theil wie mit einer Art Stiel der Ovarialwand anhängen. Ganz ähnliche Zustände sind von Muscheleiern bekannt; ich weise speciell auf die Darstellung hin, die JHERING (8) von der Eibildung bei der Pfeffermuschel (*Scrobicularia piperata*) gegeben hat. Man findet hier den gleichen, nur viel längern Stiel, der auf den spätern Stadien ganz plötzlich in die annähernd kuglige Hauptmasse der Ovocyte übergeht. Dieser Haupttheil der Ovocyte wird von einer sog. Eiweisschülle umgeben, deren äusserste Schicht zu einer zarten Membran erhärtet ist. Die Eiweisschülle setzt sich nur auf den Anfangstheil des Stiels fort und wird also von ihm gleichsam durchbohrt. JHERING vermochte nun für *Scrobicularia* Schritt

für Schritt zu verfolgen, wie dieser Zustand zur Bildung der Mikropyle führt. Der Theil des Ovocytenstiels, der innerhalb der Hülle liegt, löst sich von dem freien Theil los, die Ovocyte zieht sich unter weiterer Abkugelung in das Centrum der Eiweisschülle zurück, und der sich immer mehr verdünnende Rest des Stiels lässt sich noch einige Zeit als schmaler Streifen durch die Eiweisschülle gegen die frühere Durchtrittsstelle an der Membran verfolgen. Schliesslich verschwindet er vollständig, lässt aber in der Membran eine Oeffnung zurück, die Mikropyle. Die Bilder, die auf diese Weise zu Stande kommen, sind denen, welche die freien *Strongylocentrotus*-Ovocyten darbieten, in hohem Grad ähnlich, und da bei unserm Seeigel auch das frühere birnförmige Stadium der *Scrobicularia*-Ovocyten vorkommt, wird es kaum zu kühn sein, anzunehmen, dass sich die Vorgänge, welche beide Zustände verbinden, gleichfalls entsprechen.

Ist dies aber richtig, so folgt daraus, dass die Ei- und Ovocytenaxe von *Strongylocentrotus* identisch ist mit der Axe der Zellen des Keimepithels, und weiterhin, dass diejenige Seite der Keimepithelzellen, welche der Ovarialwand zugekehrt ist, dem animalen Pol entspricht.

Der Gallertcanal selbst dürfte lediglich als Folge der birnförmigen Gestalt der Ovocyte und des Bildungsmodus des Gallertmantels anzusehen sein, ohne dass ihm eine physiologische Bedeutung zuzuschreiben wäre. Denn wenn auch die Spermatozoen besonders leicht durch ihn vordringen, so kommt dies doch bei der Durchlässigkeit der Gallerthülle nicht in Betracht. Auch ist kaum anzunehmen, dass die Hülle der Seeigeleier früher derber und für Spermatozoen undurchlässig war und dass wir es also hier mit dem Rudiment eines Mikropylapparats zu thun hätten. Viel eher möchte ich an eine Vorstufe denken, die uns zeigt, wie Mikropylen entstehen können, nämlich so, dass eine zunächst zwecklose, nur als Folge anderer Zustände bestehende Oeffnung dadurch, dass die Hülle festere Beschaffenheit erlangt, als einzig passirbarer Weg für die Spermatozoen übrig bleibt.

Schon in den bisherigen Betrachtungen bin ich mehrfach auf Beobachtungen SELENKA's zu sprechen gekommen. Ich gebe an dieser Stelle noch einen zusammenhängenden Bericht über seine Angaben, soweit sie die bisher behandelten Stadien betreffen. Es kommen hier seine beiden Arbeiten von 1878 und 1883 in Betracht. In der ersten, welche die Befruchtung bei *Toxopneustes variegatus* behandelt, hat

SELENKA an den fertig ausgebildeten Ovocyten eine Axe nicht festgestellt. Nach Ablösung der Richtungskörper fand er an der Stelle, wo sie sich gebildet hatten, den Dotterhügel. Er beobachtete, dass durch ihn später mit seltenen Ausnahmen die erste Furchungsebene geht. SELENKA hat weiterhin bemerkt, dass das Spermatozoon zwar nicht immer, aber doch sehr häufig gerade in nächster Nähe des Dotterhügels den Gallertmantel durchdringt und sich in diesen Höcker einbohrt. Er sagt (p. 6): „Offenbar ist hier der Weg praktikabler, sei es, weil an dieser Stelle die Richtungskörper ausgetreten sind, sei es, dass diese Stelle zugleich den Ort bezeichnet, wo das gestielte Ei bis kurz vor seiner Loslösung mit der Ovarialwandung in Verbindung stand, und dass darum hier der Gallertmantel weicher ist.“ Diese Bemerkungen beziehen sich ohne Zweifel auf den Gallertcanal, den SELENKA mit seinen Darstellungsmitteln jedoch nicht zur Anschauung bringen konnte.

Indem SELENKA dem Gesagten zu Folge die erste Furche meist durch den Dotterhügel gehen sah, andererseits dieser die Stelle bezeichnet, wo die Richtungskörper gebildet worden waren, konnte er eine Beziehung zwischen dem Entstehungsort der Richtungskörper und der Furchungspolarität feststellen, die er allerdings nicht als eine constante betrachtet zu haben scheint. Wenigstens schreibt er (p. 9): „Doch darf nicht vergessen werden, dass das Spermaelement auch an anderer Stelle als am Dotterhügel eindringen kann, und dass dann nicht der Mikropylenhügel, sondern der Radius, längs welchem das Spermatozoon eingedrungen ist, für die Richtung der ersten Furchungsebene maassgebend wäre.“ — Es sei gleich hier bemerkt, dass eine derartige Beziehung zwischen dem Spermaeintritt und der ersten Furche nicht existirt. Diese geht, abgesehen von stark deformirten Eiern¹⁾, stets durch den animalen Pol. Aber auch für diejenigen Fälle, in denen SELENKA die Richtung der ersten Furche durch den Entstehungsort der Richtungskörper vorgezeichnet fand, war damit eine Beziehung der Furchungspolarität zu einer solchen der Ovocyte nicht festgestellt; denn es bestand für SELENKA kein Anhaltspunkt, ob die Richtungskörper selbst an einer bestimmten Stelle der Ovocyte gebildet werden.

In der zweiten Abhandlung ist die Frage, wie sich die Axe des Eies zu der der Ovocyte verhält, scheinbar gelöst; wenigstens schreibt SELENKA hier (p. 34), dass schon im unreifen Ei die Pigmentzone

1) Vgl. meine hierauf bezüglichen Versuche in 2, p. 151.

vorhanden sei. Ich kann nichts anderes annehmen, als dass es hier anstatt „unreifes“ Ei „unbefruchtetes“ Ei heissen muss, um so mehr, als SELENKA bei dieser Gelegenheit den Dotterhügel erwähnt, den er seinen Angaben zu Folge erst nach Bildung der Richtungskörper beobachtet hat. Wie ich oben eingehend besprochen habe, ist das Pigment noch nach Ablösung des zweiten Richtungskörpers ganz gleichmässig in der Eirinde vertheilt und kann daher zur Identifizierung der Axen nicht dienen.

Die innern Befruchtungserscheinungen können hier übergangen werden bis zu dem Stadium, wo der erste Furchungskern seine definitive Stellung im Ei erreicht hat. Ich fand ihn dann ausnahmslos in der Axe gelegen, wenig, aber stets merkbar gegen den animalen Pol verschoben (Fig. 9 u. 10, Taf. 48). Er ist in der Richtung der Axe abgeplattet, in einer zu ihr senkrechten Richtung verlängert. An diesen beiden Enden zeigen sich auf den spätern Stadien die beiden Centren, die sonach in einer zur Axe senkrechten, mit dem Pigmentring parallelen Ebene liegen, die ich als die karyokinetische Ebene des Eies bezeichne. Ich habe einige dysperme Eier und 2 trisperme beobachtet, wo gleichfalls sämtliche Centren genau oder annähernd in dieser Ebene lagen.

Auf frühern Stadien zeigt sich die karyokinetische Ebene als der Sitz jener eigenthümlichen Figur, die FoL schon 1879 (5) und dann wieder 1891 (6) genauer beschrieben und als Aureole bezeichnet hat. Er sagt darüber (6, p. 15): „Ensuite survient une période pendant laquelle l'œuf présente, dans sa partie centrale, une tache claire arrondie, à savoir les noyaux en conjonction, et tout autour, dans un certain plan, une tache claire en forme de disque qui semble une expansion de la tache centrale et l'entoure comme une auréole entoure la tête d'un saint: c'est la phase de l'auréole. Cette phase dure aussi 20 minutes environ. Une heure après la fécondation, l'auréole se rétrécit à vue d'oeil, et dans l'espace de 4 à 5 minutes elle a disparu pour laisser à sa place un amphiaster.“

Bekanntlich ist es diese Periode der Aureole, während welcher sich nach FoL die Centrenquadrille abspielen sollte, und wenn auch die hierauf bezüglichen Angaben FoL's von keiner Seite bestätigt werden konnten, so ist doch hervorzuheben, dass hier eine noch nicht völlig aufgeklärte Phase vorliegt, und dass FoL jedenfalls das Verdienst zugeschrieben werden muss, dasjenige, was während dieser Periode im Leben beobachtet werden kann, schon 1879 in der Hauptsache

richtig beschrieben zu haben. Ich habe in Fig. 9 das Stadium der Aureole abgebildet; dreht man ein solches Ei um seine Axe, so bleibt das Bild von allen Seiten ziemlich genau das gleiche, sieht man das Ei in der Richtung der Axe, so verschwindet die Scheibe homogener Substanz, die den Kern umgiebt, in Folge ihrer geringen Dicke fast völlig, wie dies FOL schon angegeben hat.

Es ist hier nicht der Ort, auf feinere Verhältnisse in der Ausbildung dieser eigenthümlichen Strahlenfigur sowie auf die Art, wie hieraus der spätere Zustand entsteht, einzugehen, und ich constatiere nur, dass die bestimmte Ebene, die FOL für das Seeigelei postuliert hatte, sich nun in der That in der Organisation des Eies vorgezeichnet findet. Die Zweifel, die ich selbst früher gegen ihre Existenz geäußert habe (1, p. 18), werden damit hinfällig. FOL's Versuch dagegen, die Ebene der Aureole zu bestimmen, war verfehlt. Unter Beziehung auf die Verhältnisse bei *Asterias* kommt er (6, p. 24) zu dem allerdings unter aller Reserve ausgesprochenen Ergebniss, dass die fragliche Ebene durch den Punkt gehe, an dem die Richtungskörper gebildet worden sind, dass sie also die Eiaxe enthalte. Wir wissen jetzt, dass sie auf der Axe senkrecht steht.

Der Stellung der ersten Furchungsspindel entsprechend erfolgt die erste Furche in einer Ebene, welche die Eiaxe enthält, also so, dass jede $\frac{1}{2}$ Blastomere von den 3 Zonen des Eies die Hälfte erhält. Stets beginnt die Furche am animalen Pol (Fig. 12), doch ist dessen Vorsprung oft ein so geringer, dass man ihn nur constatiren kann, wenn man zur Zeit der allerersten Einschnürung beobachtet.

Hier dürfte die geeignete Stelle sein, um die Resultate zu besprechen, zu denen E. B. WILSON (16) über die Axenverhältnisse des Seeigeleies gelangt ist. Seine Beobachtungen sind an *Toxopneustes variegatus* angestellt, bei dem offenbar eine sichtbare Polarität nicht vorhanden ist. Da auch die Richtungskörper alsbald verloren gehen, so hatte WILSON keinen andern Weg, als an verschiedenen continuirlich beobachteten Eiern die ursprüngliche Lage des Eikerns, die Eintrittsstelle des Spermatozoons, die schliessliche Lage des ersten Furchungskerns und die Stellung der ersten Spindel zu constatiren. Er fand dabei, dass der erste Furchungskern etwas excentrisch liegt und dass der hierdurch ausgezeichnete Durchmesser die definitive Polarität des Eies bestimmt. Weiter ergaben seine Beobachtungen, dass die Excentricität des ersten Furchungskerns keine Beziehung zu der des Eikerns hat. Aus diesen Thatsachen ergab sich ihm folgende Alternative

(p. 322): „If we assume the polarity of the egg to be predetermined from the beginning, we must admit that the polarity determines the position of the segmentation nucleus, but is without influence on that of the egg-nucleus before fertilization, so that the latter may wander to any position. If, on the other hand, the definitive polarity is not primordial, but is induced by causes operating at the time the segmentation nucleus takes up its position, then it is brought into the category of epigenetic phenomena.“

Schon DRIESCH (3, p. 93) hat auf Grund der Analogie mit andern Eiern und gewisser von ihm angestellter Experimente die Ueberzeugung ausgesprochen, dass von diesen beiden Möglichkeiten die erstere verwirklicht sei; durch meine Beobachtungen wird dies bewiesen.

Nachdem am *Strongylocentrotus*-Ei eine Polarität zu sehen ist, liegt es nahe, danach zu suchen, ob auch eine bilaterale Symmetrie — derjenigen der Larve entsprechend — schon im Ei zu erkennen ist. Meine Ergebnisse in dieser Beziehung waren völlig negativ. Ich habe viele Eier in der Richtung ihrer Axe beobachtet, so wie in Fig. 23 (Taf. 49) eines gezeichnet ist, und fand niemals die geringste Abweichung in der ringsum gleichen Ausbildung des Pigmentrings.

Es fragt sich nun, welche Momente die Stellung der ersten Spindel innerhalb der karyokinetischen Ebene bestimmen, oder ob vielleicht die Spindel beliebig orientirt sein kann. Die Entdeckung ROUX', dass im Froschei die erste Furchungsspindel senkrecht auf dem Spermapfad steht, veranlasste mich, auf diesen Punkt meine Aufmerksamkeit zu richten, um so mehr, als die 4 Figuren, welche WILSON (16, p. 322) von *Toxopneustes variegatus* giebt, für die Echiniden eine ähnliche Beziehung vermuthen liessen. Das *Strongylocentrotus*-Ei ist für diese Untersuchung besonders geeignet, da man es von Anfang an so orientiren kann, dass die Axe der ersten Furchungsspindel sich senkrecht zur optischen Axe ausbilden muss. Ich habe an 9 so gelegenen Eiern, bei denen das Spermatozoon annähernd im Aequator eingedrungen war, die Lage der ersten Spindel bestimmt und gefunden, dass ihre Axe fast genau senkrecht auf jenem Radius steht, der von der Imprägnationsstelle ausgeht. Damit dürfte eine Determinirung ähnlich der im Froschei festgestellt sein. Ob aber hierdurch auch die Bilateralität der Larve vorgezeichnet wird, bleibt unentschieden; es war mir nicht möglich, Marken am Ei anzubringen,

welche zur Zeit, wo die Larve bilaterale Gestalt gewonnen hat, noch nachzuweisen waren.

Nicht unerwähnt sei noch, dass die Abhängigkeit der Spindelstellung vom Spermapfad nur eine sehr lockere ist; in jedem Ei, das senkrecht zur Axe in einer Dimension nur mässig verlängert war, fand ich die Spindel in diesem Durchmesser.

Wie im Ei, so sind auch in den $1\frac{1}{2}$ Blastomeren die Kerne ein wenig gegen den animalen Pol verschoben (Fig. 13), die beiden neuen Spindeln liegen wie dort in der karyokinetischen Ebene (Fig. 14 und 24), es enthält also die zweite Furche wie die erste die Eiaxe, auch sie schneidet zuerst am animalen Pol ein (Fig. 15); jede der 4 Blastomeren übernimmt ein Viertel des Pigmentrings (Fig. 16 und 25).

Es ist bemerkenswerth, dass der Pigmentring sich bei dieser Zerlegung zwar zunächst mit einfurcht, aber nur etwa so weit, wie es in Fig. 25 erreicht ist. Bei der weiteren Durchschnürung des Protoplasmas geht er nicht mit, so dass also, wie Fig. 24 und 26 zeigen, die sich berührenden Flächen der Zellen pigmentlos sind. Man muss daraus schliessen, dass die Durchtrennung des Protoplasmas, abgesehen von den ersten Stadien, entweder durch eine Art Aufspaltung geschieht, oder dass wenigstens diejenige unter der Oberfläche gelegene Plasmaschicht, welche das Pigment enthält, bei der Einfaltung der gewachsenen äussersten Schicht (vergl. RHUMBLER, 12) nicht mitbetheiligt ist.

Fig. 17 zeigt den Uebergang vom Vier- zum Achtzellen-Stadium, in Fig. 18 liegen die beiden Kränze: 4 animale und 4 vegetative Zellen, fertig vor. Die animalen und vegetativen Blastomeren sind nahezu von der gleichen Grösse, manchmal erscheinen die erstern, manchmal die letztern etwas grösser, doch ist ein sicheres Urtheil bei so geringen Unterschieden sehr schwer. Wie Fig. 17 erkennen lässt, geht ein Theil des breiten Randes des Pigmentrings in die animalen Blastomeren über, um diesen an ihrer äquatorialen Seite eine verschwommene rothgelbe Färbung zu verleihen. Oft zieht sich das Pigment in sehr feiner Vertheilung ziemlich hoch gegen den animalen Pol hinauf (Fig 18), in andern Fällen habe ich die animalen Blastomeren fast pigmentlos gefunden. Unter allen Umständen ist der Antheil an Pigment, den sie erhalten, gegenüber dem der vegetativen sehr gering. Dies lässt sich am besten an Keimen erkennen, die in stark concentrirtem Seewasser liegen, wie dies in Deckglaspräparaten, die nicht durch einen Wachsrand geschützt sind, nach einiger Zeit

stets eintritt. In derartigen Keimen wird das Plasma glasig durchsichtig, und das Pigment einer jeden Zelle zieht sich unter ihrer äussern Oberfläche zu einem dichten Klümpchen zusammen, das in den 4 vegetativen Zellen gross und sehr auffallend, in den 4 animalen klein oder fast verschwindend ist.

Jede der 4 unteren Zellen besitzt an ihrem vegetativen Ende einen kleinen pigmentlosen Bereich, ein Viertel von der vegetativen Polkappe des Eies (Fig. 17 u. 18).

An diese Differenzirung knüpft nun die Mikromerenbildung an. Während die 4 animalen Zellen durch meridionale Furchen in einen Kranz von 8 Zellen zerfallen (Fig. 19, 20 und 27), theilen sich die 4 vegetativen so, dass die pigmentlose Kappe zu einer sehr kleinen Tochterzelle (Mikromere) wird, der grosse pigmentirte Bereich zu einer grossen. Die Mikromeren habe ich stets völlig pigmentlos gefunden; auch hier ist die Betrachtung von Keimen, bei denen die zunehmende Concentration des Seewassers das Pigment zu Klümpchen contrahirt hat, besonders demonstrativ.

Das charakteristische Sechzehnzellenstadium besteht sonach vom animalen zum vegetativen Pol aus 1) einem Kranz von 8 mittelgrossen Zellen (Mesomeren), die an ihrem äquatorialen Rand Spuren von Pigment enthalten, 2) einem Kranz von 4 grossen, an ihrer ganzen äussern Fläche pigmentirten Zellen (Makromeren), 3) einem Kranz von 4 kleinen, ganz pigmentlosen Zellen (Mikromeren).

Schon SELENKA (15) hat dieses Stadium gekannt, allein er hat es umgekehrt orientirt. In seiner Fig. 2 (Taf. 5) vom Zweizellenstadium ist der durch einen dunklern Ton angedeutete Pigmentring ganz richtig nach unten gekehrt und damit als der vegetativen Eihälfte angehörig gekennzeichnet. Die Mikromeren aber lässt SELENKA in den folgenden Figuren, in denen das Pigment nicht angegeben ist, am animalen Pol entstehen. Ich halte es für ausgeschlossen, dass das *Strongylocentrotus*-Ei solche Verschiedenheiten in seiner Furchung darbieten könne; es muss hier ein Versehen SELENKA's vorliegen, das nicht weiter aufzuklären ist. Der Irrthum, in den SELENKA an diesem Punkt verfallen ist, ist die Ursache für seine weitere irrthümliche Angabe, dass das Mesenchym an demjenigen Pol entsteht, der dem Mikromerenfeld entgegengesetzt ist.

Ich habe hier noch einmal auf die Angaben MORGAN's für *Arbacia* zurückzukommen. Nachdem schon SELENKA bei *Strongylocentrotus* gefunden hatte, dass im Zwei- und Vierzellenstadium die Kerne gegen den einen Pol verschoben sind, hat MORGAN dies bei *Arbacia* in viel

auffallenderer Weise constatiren können. Seine figg. 1a und b vom Zwei- und Vierzellenstadium zeigen die Kerne etwa an der Grenze des obern und mittlern Drittels, so dass ihre Excentricität fast an diejenige des Keimbläschens erinnert. Da nun nach MORGAN's Befund bei *Arbacia* die Pigmentwanderung, welche auf Umgruppierung des Plasmas hinweist, erst beträchtlich später erfolgt als bei *Strongylocentrotus*, so kann daran gedacht werden, beide Eigenthümlichkeiten in ursächlichen Zusammenhang zu bringen und anzunehmen, dass der *Arbacia*-Keim auf dem Vierzellenstadium der Constitution der Ovocyte noch näher steht als der von *Strongylocentrotus* und dass deshalb die Kerne mehr animal liegen.

Während SELENKA die Mikromeren an dem Pol entstehen liess, dem im Zwei- und Vierzellenstadium die Kerne genähert sind, hat MORGAN, von WILSON bestätigt, zuerst erkannt, dass die Mikromeren am entgegengesetzten Pol auftreten. Er hat dieselben demgemäss auch ganz richtig — entsprechend der allgemein gültigen Orientirung der Furchungsstadien — nach unten gezeichnet. Ihre Beziehung zu der späteren Orientirung der Larve hat er jedoch nicht erkannt.

Durch die beiden horizontalen Furchen wird das Pigment definitiv auf eine in der Hauptsache der vegetativen Keimhälfte angehörige und am vegetativen Pol durch ein kreisförmiges farbloses Feld unterbrochene Zone localisirt, die sich nun durch alle folgenden Stadien erhalten muss. Ich habe in Fig. 21 in seitlicher Ansicht einen Keim von 32 Zellen gezeichnet, in Fig. 28 einen gleichen vom vegetativen Pol. In dieser letztern Ansicht tritt der Unterschied des ringsum pigmentirten Makromerenkreises gegen den unpigmentirten der Mesomeren, bezw. ihrer Abkömmlinge, sehr prägnant hervor. Fig. 22 zeigt eine kuglige Blastula in Oberflächenansicht; der Pigmentring ist mit voller Klarheit, wenn auch etwas verschwommener als im Ei, erkennbar.

Eine Vergleichung der optischen Durchschnitte Fig. 29—32 (Taf. 50) lehrt, wie die Furchungshöhle mit der Vermehrung der Zellen zunächst immer grösser wird, sich dann aber wieder stark verkleinert, wobei die Zellen hoch cylindrisch werden und der ganze Keim erheblich an Grösse abnimmt. SELENKA's Figuren zeigen dies auch, jedoch nicht so ausgeprägt. Wie dieser Forscher schon erkannt hat und alle nachfolgenden bestätigt haben, ist der Mikromerenpol noch eine Zeit lang an der geringen Grösse der hier gelegenen Zellen erkennbar (Fig. 31); allmählich schwindet der Unterschied, alle Blastulazellen sind gleich gross und gleich gestaltet, und auch in der Form

des Keimes prägt sich keine Polarität mehr aus (Fig. 22). Nur der Pigmentring macht es möglich, auf diesem Stadium die Axe festzustellen.

Sehr häufig begegnet man Blastulen, bei denen gewisse Abweichungen von der Kugelgestalt (Fig. 32) oder Ausbuchtungen der Blastulahöhle, oder einzeln oder paarweise anzutreffende mehr kuglige, nach aussen zurückgezogene Zellen eine Polarität vortäuschen, welche ja auch seiner Zeit von HATSCHKE (7) und besonders von SELENKA (15) eifrig verfochten worden ist. Es wurden von diesen Forschern 2 besonders ausgezeichnete Zellen angenommen, die als Urmesodermzellen das Mesenchym liefern sollten. Diese Angaben sind schon von METSCHNIKOFF (10), dann noch eingehender von KORSCHULT (9) bekämpft worden. Beide Autoren kamen zu dem Resultat, dass es sich in den beiden Urmesodermzellen um nichts anderes handelt als um 2 beliebige, gerade durch Theilung einer Mutterzelle entstandene Schwesterzellen, die dadurch eine Zeit lang als etwas Besonderes erscheinen, weil sich die Zellen während der Theilung abrunden und dabei gegen die Aussenseite der Blastula zurückziehen. Die Darstellung KORSCHULT's ist in dieser Hinsicht so völlig überzeugend, dass sie einer Bestätigung nicht mehr bedarf. Doch sei erwähnt, dass der Pigmentring ohne Weiteres zeigt, dass die angeführten Abweichungen von der Kugelgestalt zur Axe der Blastula in gar keiner Beziehung stehen.

Das Mesenchym bildet sich, wie KORSCHULT beschrieben hat, aus einer grössern Zahl von Zellen in einem beschränkten Bezirk der Blastulawand; der Pigmentring lässt erkennen, dass dieser Vorgang stets am vegetativen Pol stattfindet, und zwar ist es das ganze hier gelegene unpigmentirte Feld, welches in Gestalt von Mesenchymzellen aus dem Epithelverband ausscheidet und ins Innere tritt. Meine Beobachtungen bezüglich des Details stimmen im Wesentlichen mit den Bildern von KORSCHULT überein, die sich ja gleichfalls auf *Strongylocentrotus lividus* beziehen. Ein gewisser Unterschied besteht nur darin, dass bei den KORSCHULT'schen Larven die Mesenchymbildung offenbar früher erfolgte als bei den meinigen. Schon auf Stadien ähnlich meiner Fig. 32 beginnt bei ihnen die Einwanderung, erst später dehnt sich die Larve aus. In allen von mir beobachteten Fällen geht die Aufblähung und gleichzeitige Gestaltveränderung der Blastula der Mesenchymbildung voraus, die Blastula nimmt eine längliche monaxone Form an, am animalen Pol breiter und gleichmässig gerundet, im Bereich des Pigmentrings verengt, am vegetativen Pol deutlich abgeplattet (Fig. 33).

Nicht also die Mesenchymbildung, sondern diese Formveränderung bringt die Polarität des Keimes — vom Pigment abgesehen — zuerst wieder zum Vorschein.

In Fig. 34 und 35 sind zwei Stadien von der Einwanderung des Mesenchyms dargestellt; in Fig. 36 sehen wir diesen Vorgang beendigt, die epitheliale Begrenzung ist wieder hergestellt. In dem Maass, in dem die Mesenchymzellen aus der Blasenwand ausscheiden, wird das unpigmentirte Feld kleiner (Fig. 34 und 35) und ist mit Beendigung der Mesenchymbildung vollständig verschwunden (Fig. 36). Das Pigment zieht continuirlich über den vegetativen Pol hinweg, wenn auch oft in ziemlich diffuser Vertheilung. Ganz entsprechend reicht es nun in der äquatorialen Zone der Larve weniger weit empor.

Das primäre Mesenchym habe ich in allen Fällen völlig pigmentlos gefunden.

Die Form der Larve ist nach der Mesenchymbildung etwas anders als vorher; jetzt ist der pigmentirte Theil, also der vegetative, der breitere (Fig. 36), was sich auch in den nächstfolgenden Stadien erhält.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich ohne Weiteres, dass das Mesenchym aus dem Mikromerenpol des Keimes stammt; eine wichtige Frage ist nun die, ob es ausschliesslich die Mikromeren sind, die Mesenchym bilden, bez. ob sämtliche Mikromerenabkömmlinge zu Mesenchymzellen werden. Diese Frage ist durch einfache Verfolgung der Entwicklung kaum lösbar, sie ist überhaupt erst discutabel geworden, nachdem DRIESCH (4) durch isolirte Züchtung der einzelnen Furchungszellen mittels der HERBST'schen Methode festgestellt hat, wie oft sich jede Blastomere bis zum Blastulastadium theilt. Er hat auf diese Weise gefunden, dass bei *Echinus microtuberculatus* die 4 primären Mikromeren zusammen 40 Blastulazellen liefern¹⁾. Es ist kaum zu bezweifeln, dass *Strongylocentrotus* in diesen Verhältnissen mit *Echinus* übereinstimmt. Nun habe ich bei einer Zählung der Mesenchymzellen ungefähr 56 erhalten, was den Zahlen 50—60, wie sie von DRIESCH für *Echinus* festgestellt worden sind, entspricht. Die Zahl der Mikromerenabkömmlinge wäre sonach geringer als die Zahl der definitiven Mesenchymzellen. Dies könnte in zweierlei Weise zu erklären sein. Entweder einzelne der eingewanderten Mesenchymzellen

1) Die Zahl 72, die sich aus einer andern Angabe von DRIESCH ergeben würde, beruht, wie mir der Autor mitzutheilen die Freundlichkeit hatte, auf einem Schreibfehler.

vermehrten sich alsbald, hiefür liesse sich eine Angabe KORSCHOLT's anführen (p. 662), der sagt: „Obgleich ich Theilungsstadien nicht direct beobachtet habe, ist es mir doch sehr wahrscheinlich, dass nicht alle der zuletzt in der Blastula vorhandenen Mesenchymzellen direct durch Auswanderung entstanden sind, sondern es findet jedenfalls bald eine Vermehrung der ausgewanderten Zellen statt. Dafür spricht das oft ganz rapide Anwachsen ihrer Zahl.“

Die andere Möglichkeit ist die, dass ein kleiner Theil des Mesenchyms von Abkömmlingen der Makromeren geliefert wird. Es ist sehr gut denkbar, dass sich z. B. von den beiden in Fig. 31 sichtbaren, an die Mikromerenabkömmlinge grenzenden pigmentiren Zellen bei weiterer Theilung pigmentlose Zellen abspalten. Bei Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Momente wird die Frage jedenfalls lösbar sein.

Den Vorgang der Gastrulation kann ich mit wenigen Worten erledigen. Wie Fig. 37—40 lehren, stülpt sich der ganze pigmentirte Bereich der Epithelblase als Urdarm ein, so dass der Urmund schliesslich ziemlich genau mit der Grenze der Pigmentirung zusammentrifft. Daraus folgt, dass nahezu die Hälfte der Eisubstanz zur Bildung von Mesenchym und Urdarm verbraucht wird. Im Gegensatz zum primären Mesenchym ist das secundäre, das sich aus dem Grunde des Urdarms ablöst, reichlich pigmentirt (Fig. 39 u. 40). Seine Elemente vertheilen sich allmählich in der primären Leibeshöhle und sind durch ihre Pigmentirung von denen des primären zu unterscheiden. Fast an allen Larven des in Fig. 40 abgebildeten Stadiums fand ich einige secundäre Mesenchymzellen zwischen die Ektoblastzellen der Scheitelplatte eingedrungen. Die Bedeutung dieser vorübergehenden Einlagerung habe ich nicht ergründen können. Später findet man secundäre Mesenchymzellen auch in der Wand des Urdarms.

Ich fasse im Folgenden die wichtigsten Ergebnisse kurz zusammen:

Die Polarität der *Strongylocentrotus*-Larve lässt sich mit Sicherheit zurückverfolgen bis auf die Ovocyte 1. Ordnung, mit grösster Wahrscheinlichkeit bis auf die Ovogonien des Keimepithels. Was hier basale und freie Fläche ist, wird in der Ovocyte animaler und vegetativer Pol. In den von der Ovarialwand losgelösten Ovocyten ist der animale Pol durch den hier gelegenen Canal der Gallerthülle sowie durch die Excentricität des Keim-

bläschens gekennzeichnet. Die beiden Ovocyten-Theilungen erfolgen stets am animalen Pol; die Richtungskörper treten durch den Gallertcanal aus. Nachdem so das Eientstanden ist, concentrirt sich das vorher gleichmässig in der Eirinde zerstreute Pigment zu einer ringförmigen Zone, die, wie der Gallertcanal lehrt, auf der Eiaxe senkrecht steht und der vegetativen Hälfte des Eies angehört. Die Furchung vollzieht sich in strenger Anlehnung an diese Polarität. Vor allem aber zeigt sich die Differenzirung der Larvenorgane von der Schichtung des Eies bestimmt. Die drei im reifen Ei durch den Pigmentring unterscheidbaren Zonen entsprechen den drei Primitivorganen der Larve; die vegetative, unpigmentirte Kappe liefert das primäre Mesenchym und also auch das Larvenskelet, die pigmentirte Zone bildet den Darm und seine Derivate, die unpigmentirte animale Hälfte des Eies liefert den Ektoblast und seine Differenzirungen.

Literaturverzeichniss.

- 1) BOVERI, TH., Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc., in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, (N. F.) V. 29, 1895.
 - 2) —, Ueber die Polarität des Seeigeleies, *ibid.* V. 34, 1901.
 - 3) DRIESCH, H., Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese, in: Arch. Entw.-Mech., V. 4, 1896.
 - 4) —, Die isolirten Blastomeren des Echinidenkeims, *ibid.* V. 10, 1900.
 - 5) FOL, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie etc., in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, V. 26, 1879.
 - 6) —, Le quadrille des centres, in: Arch. Sc. Phys. Nat. II, Pér., V. 25, 1891.
 - 7) HATSCHKE, B., Entwicklungsgeschichte von *Teredo*, in: Arb. zool. Inst., Wien, V. 3, 1880.
 - 8) v. JHERING, H., Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln, in: Z. wiss. Zool., V. 29, 1877.
 - 9) KORSCHULT, E., Zur Bildung des mittlern Keimblattes bei den Echinodermen etc., in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1889.
 - 10) METSCHNIKOFF, E., Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Bildung der Wanderzellen bei Asteriden und Echiniden, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885.
 - 11) MORGAN, T. H., Experimental studies on Echinoderm eggs, in: Anat. Anz., V. 9, 1894.
 - 12) RHUMBLER, L., Stammen die Strahlen der Astrosphären oder ziehen sie? in: Arch. Entw.-Mech., V. 4, 1897.
 - 13) ROUX, W., Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns, in: Arch. mikr. Anat., V. 29, 1887.
 - 14) SELENKA, E., Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*, Leipzig 1878.
 - 15) —, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Heft. Die Keimblätter der Echinodermen, Wiesbaden 1883.
 - 16) WILSON, E. B., and MATHEWS, A. P., Maturation, fertilization, and polarity in the Echinoderm egg, in: Journ. Morphol., V. 10, 1895.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 48—50.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Strongylocentrotus lividus*; sie sind alle bei gleicher Vergrößerung nach lebenden oder frisch durch Formolzusatz abgetödteten Objecten gezeichnet.

Tafel 48.

In Fig. 1—8 ist die Gallerthülle abgebildet, in der durch Tuschezusatz der Gallertcanal dargestellt ist.

Fig. 1. Ovocyte 1. Ordnung im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Desgl. mit Darstellung der Oberfläche.

Fig. 3. Ovocyte 2. Ordnung; in dem erweiterten Gallertcanal liegt der 1. Richtungskörper; darunter in tangentialer Stellung die 2. Richtungsspindel.

Fig. 4. Ei unmittelbar nach Austritt des 2. Richtungskörpers. Eikern noch nicht gebildet.

Fig. 5. Ei mit jungem Eikern; das Pigment noch diffus in der Eirinde vertheilt.

Fig. 6 u. 7. Fertige Eier, das Pigment zum Ring contrahirt. In Fig. 6 ein in den Gallertcanal hineinragender Dotterhügel vorhanden. Verschiedene Stellung des Eikerns.

Fig. 8. Ei soeben befruchtet. Das Spermatozoon durch den Gallertcanal in den Dotterhügel eingedrungen. Dotterhaut abgehoben.

Fig. 9. Befruchtetes Ei im Stadium der Aureole.

Fig. 10. Desgl.; zwei opponirte Centren am ersten Furchungskern.

Fig. 11. Erste Furchungsspindel.

Fig. 12. Beginn der Zweitheilung; die Furche beginnt am animalen Pol.

Tafel 49.

Die Keime der Figg. 13—22 präsentiren sich in seitlicher Ansicht, den animalen Pol nach oben gerichtet, diejenigen der Figg. 23—28 vom vegetativen Pol.

Fig. 13. Zweizellen-Stadium, soeben gebildet.

Fig. 14. Desgl., in Vorbereitung zur nächsten Theilung.

Fig. 15. Uebergang vom Zwei- zum Vierzellen-Stadium. Die Einschnürung am animalen Pol weiter vorgeschritten als am vegetativen.

Fig. 16. Vierzelliges Stadium.

Fig. 17. Uebergang vom Vier- zum Achtzellen-Stadium. Die 4 animalen Blastomeren erhalten nur einen kleinen Bereich des Pigmentrings.

Fig. 18. Achtzelliges Stadium.

Fig. 19. Desgl.; in Vorbereitung zum nächsten Theilungsschritt.

Fig. 20. Sechzehnzelliges Stadium; 8 Mesomeren mit spärlichem Pigment an ihrer äquatorialen Seite, 4 reich pigmentirte Makromeren, 4 pigmentlose Mikromeren.

Fig. 21. 32 Zellen.

Fig. 22. Junge Blastula; in der Form und Zellengrösse prägt sich die Polarität nicht mehr aus, wohl aber in dem Pigmentring.

Fig. 23. Ei mit erster Furchungsspindel, vom vegetativen Pol gesehen.

Fig. 24. Zweizellen-Stadium in gleicher Ansicht.

Fig. 25. Uebergang zum Vierzellen-Stadium.

Fig. 26. Achtzellen-Stadium; die 4 animalen Blastomeren durch die 4 vegetativen zum grössten Theil verdeckt.

Fig. 27. Sechzehnzellen-Stadium, in gleicher Orientirung.

Fig. 28. Zweiunddreissigzellen-Stadium, desgl.

Tafel 50.

Alle Figuren geben optische Durchschnitte durch Keime, senkrecht zur Axe betrachtet; bei allen ist der animale Pol nach oben gerichtet.

Fig. 29. Sechzehnzellen-Stadium.

Fig. 30. Stadium von 56 Zellen.

Fig. 31. Späteres Stadium; der Mikromerenpol ist noch durch die Kleinheit seiner Elemente erkennbar.

Fig. 32. Blastula.

Fig. 33. Blastula, aufgebläht und in der Richtung der Axe gestreckt.

Fig. 34 u. 35. Bildung des primären Mesenchyms aus den unpigmentirten Zellen des vegetativen Poles.

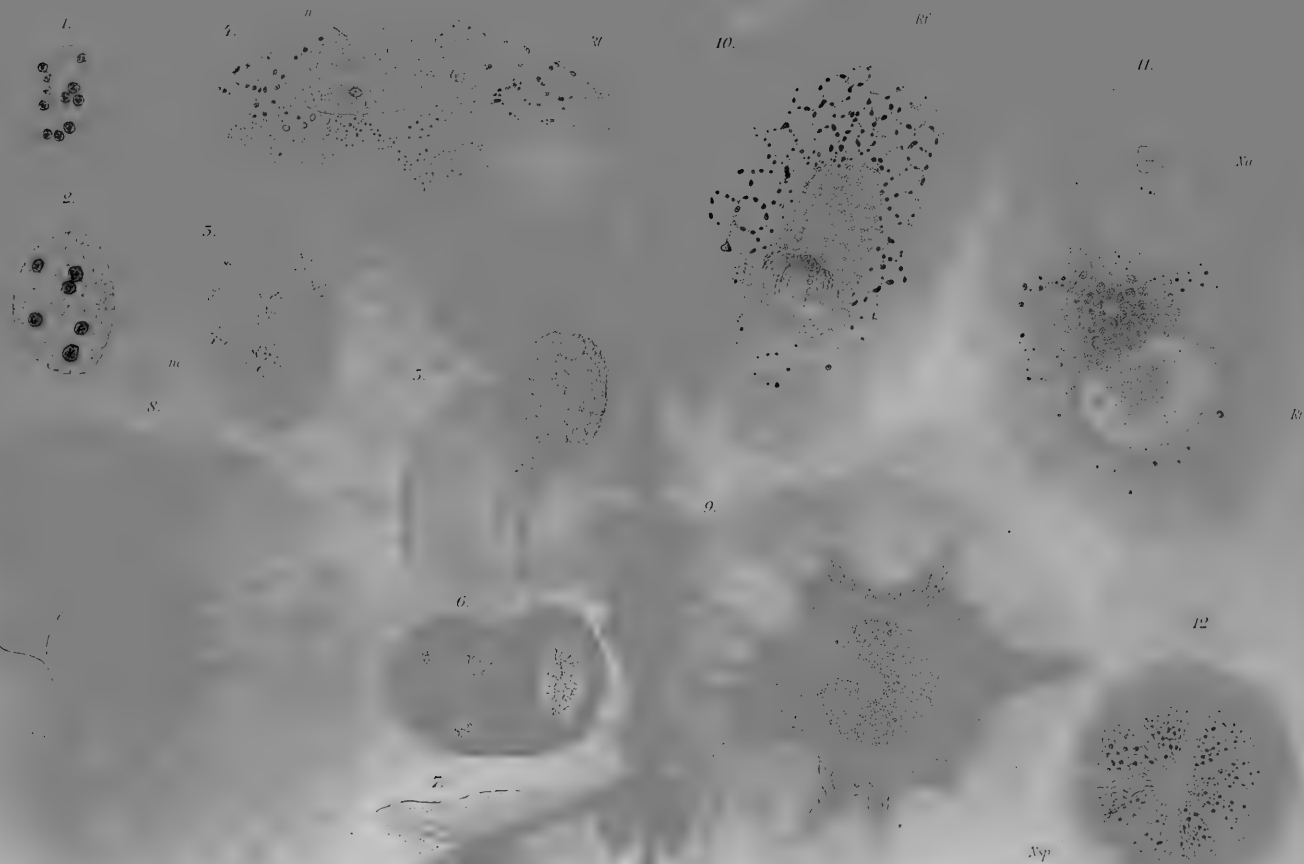
Fig. 36. Bildung des primären Mesenchyms beendet; die Pigmentirung schliesst am vegetativen Pol zusammen.

Fig. 37—39. Verschiedene Stadien der Gastrulation; in Fig. 39 Bildung des secundären Mesenchyms aus dem Grunde des Urdarms.

Fig. 40. Bilateral-symmetrische Gastrula mit den Skeletanlagen; die Grenze der Pigmentirung fällt mit dem Urmund zusammen.

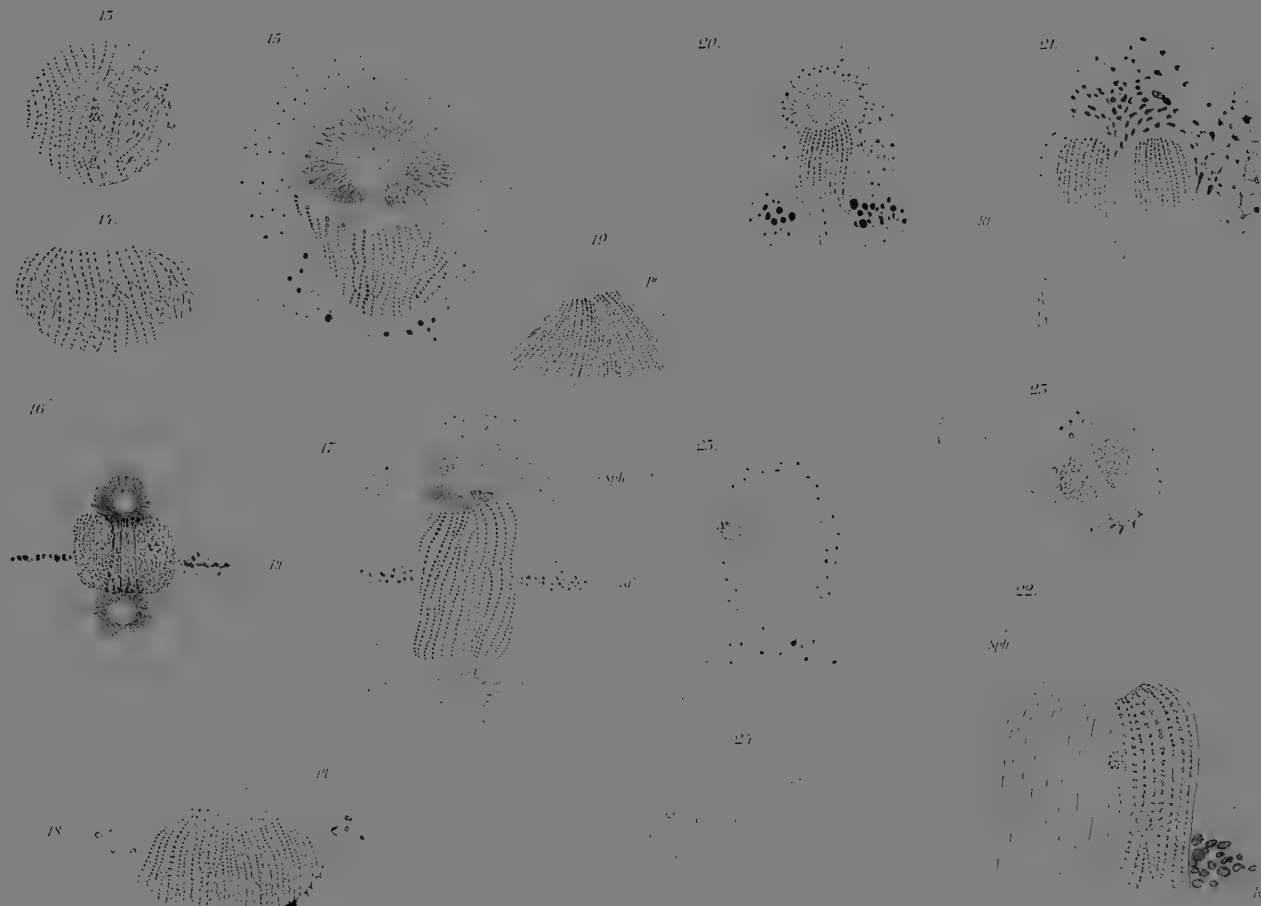














26.

Rf

Ma

Ma

Cy

27.

Cy

28.

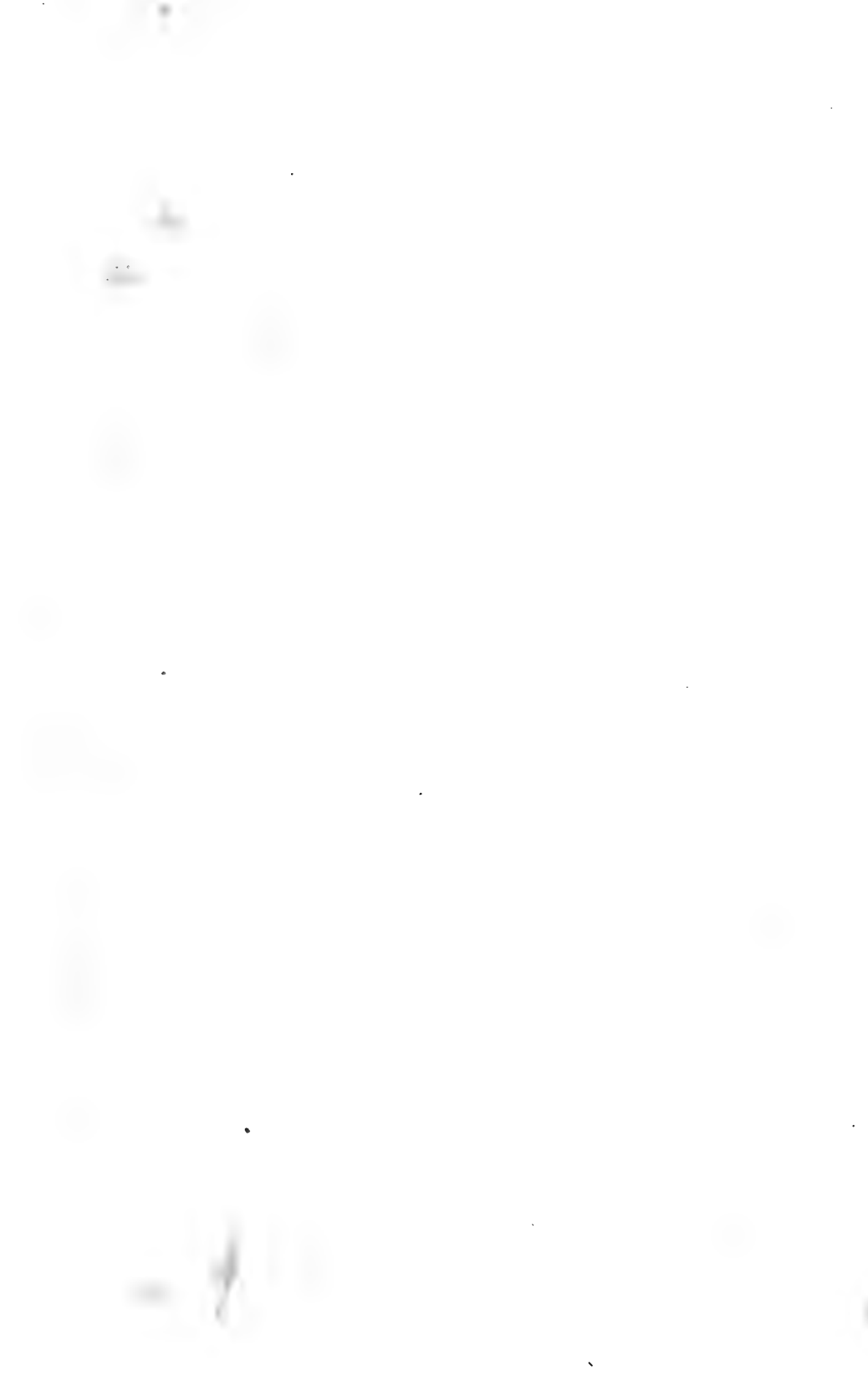
Sph

29.

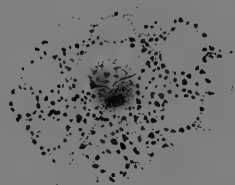
Ma

Sph





50.



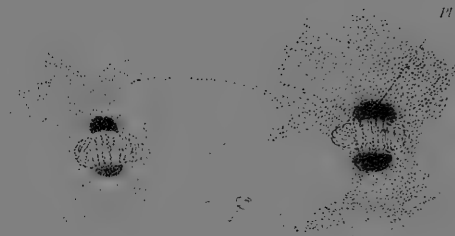
50.

51.



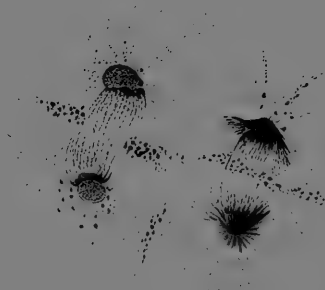
52.

Pl

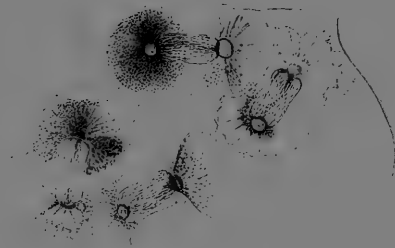


53.

53.



54.



55.

55.



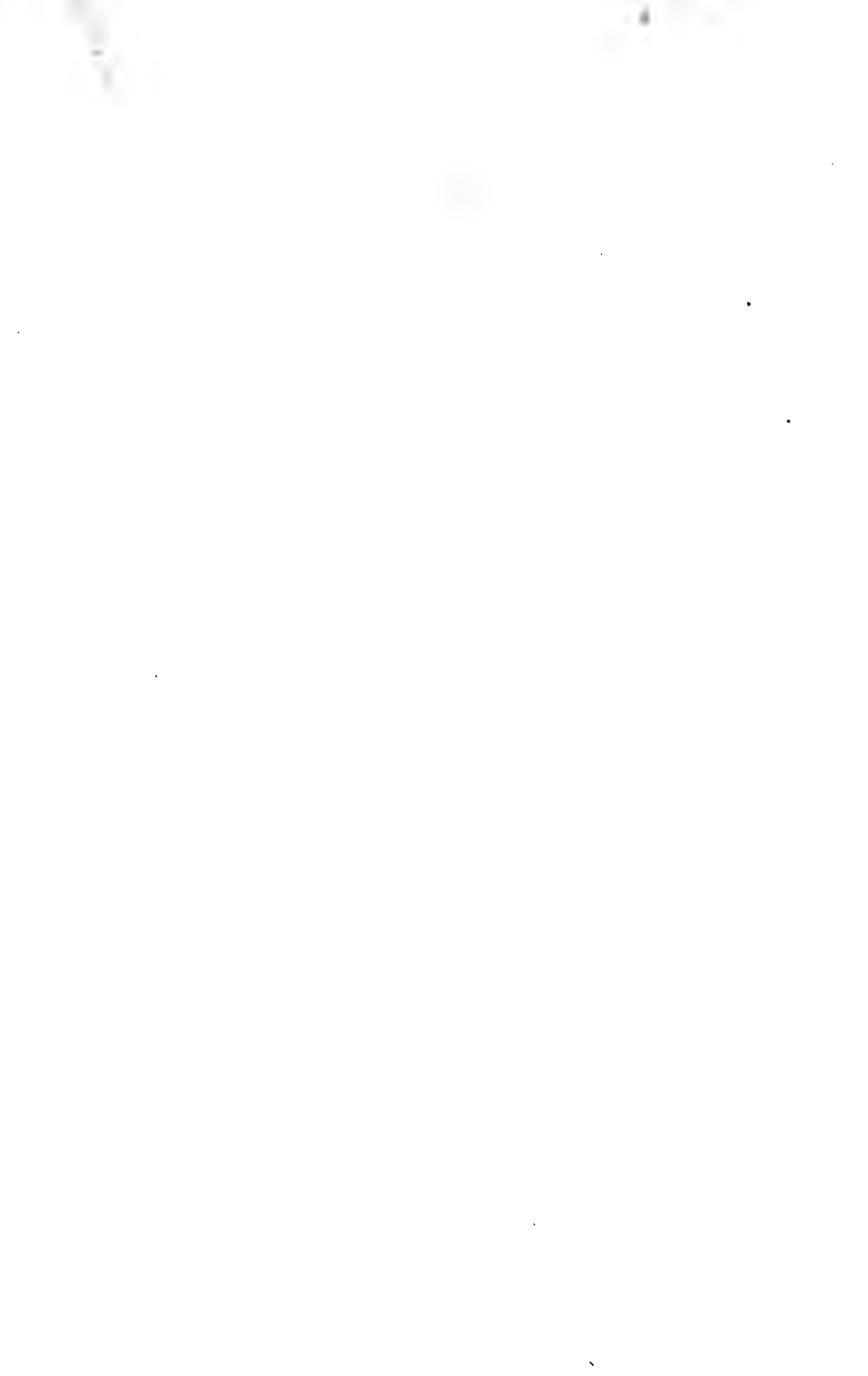


Fig. 1.

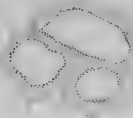


Fig. 2.

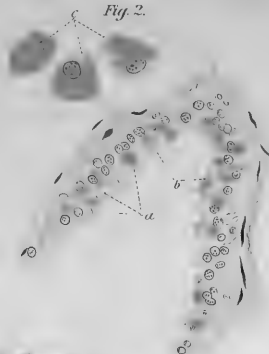


Fig. 4.

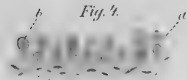


Fig. 5.



Fig. 9.

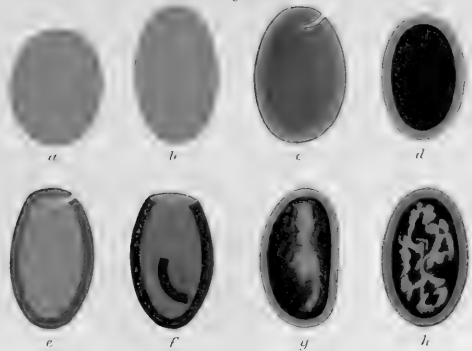


Fig. 3.

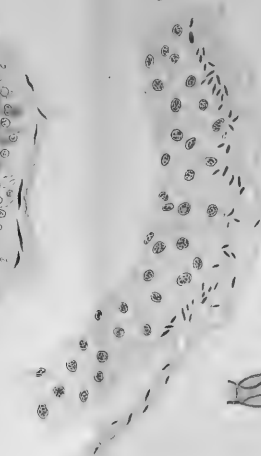


Fig. 8.

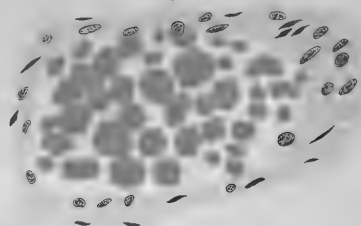


Fig. 10.

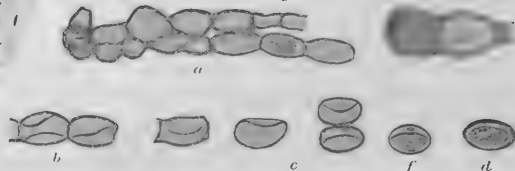


Fig. 6.



Fig. 11.

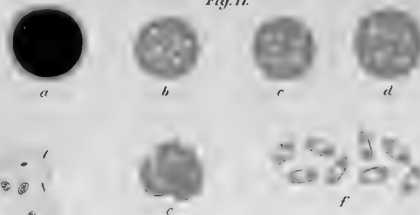


Fig. 7.

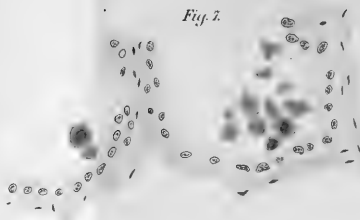
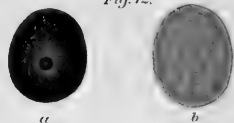


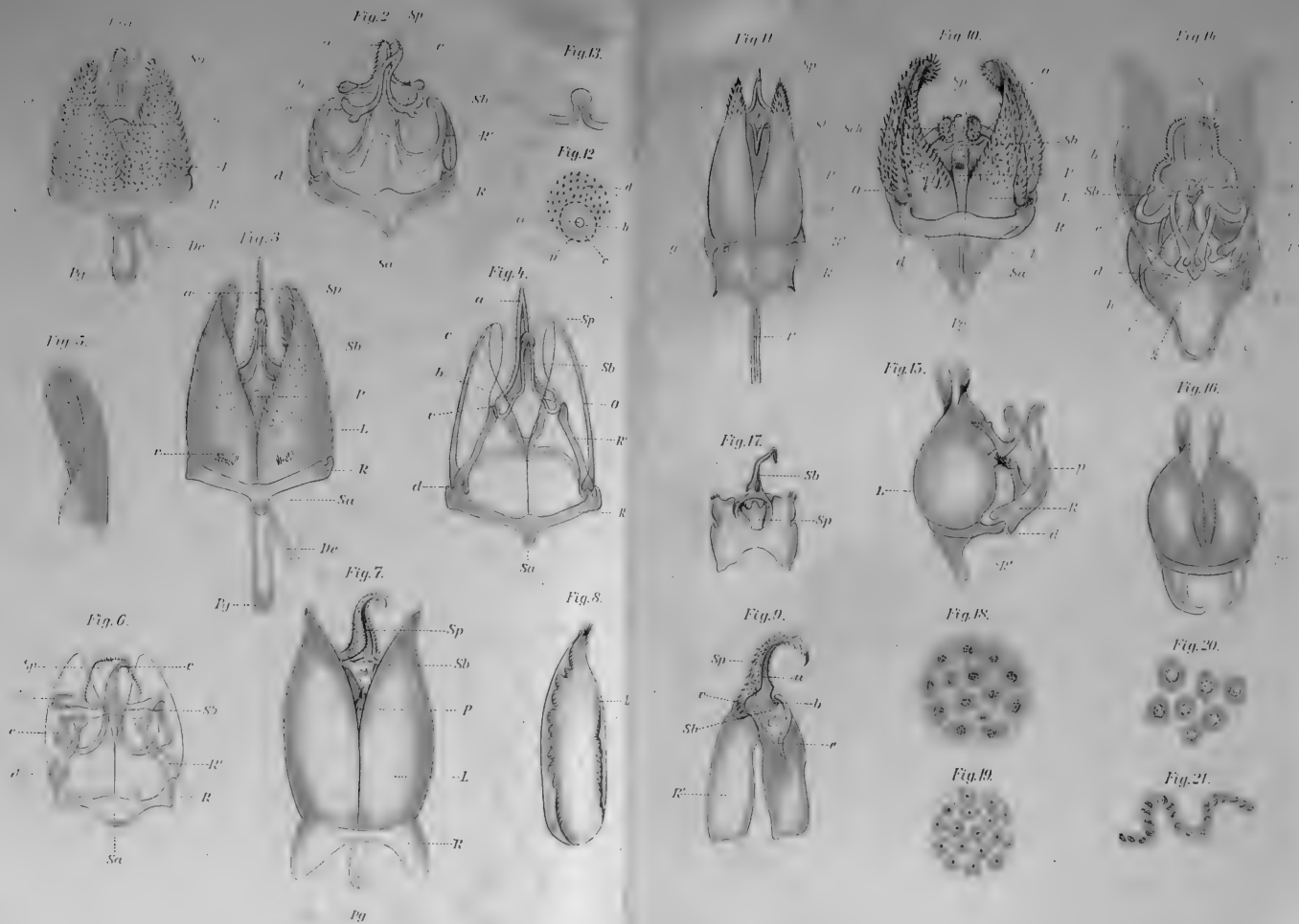
Fig. 12.

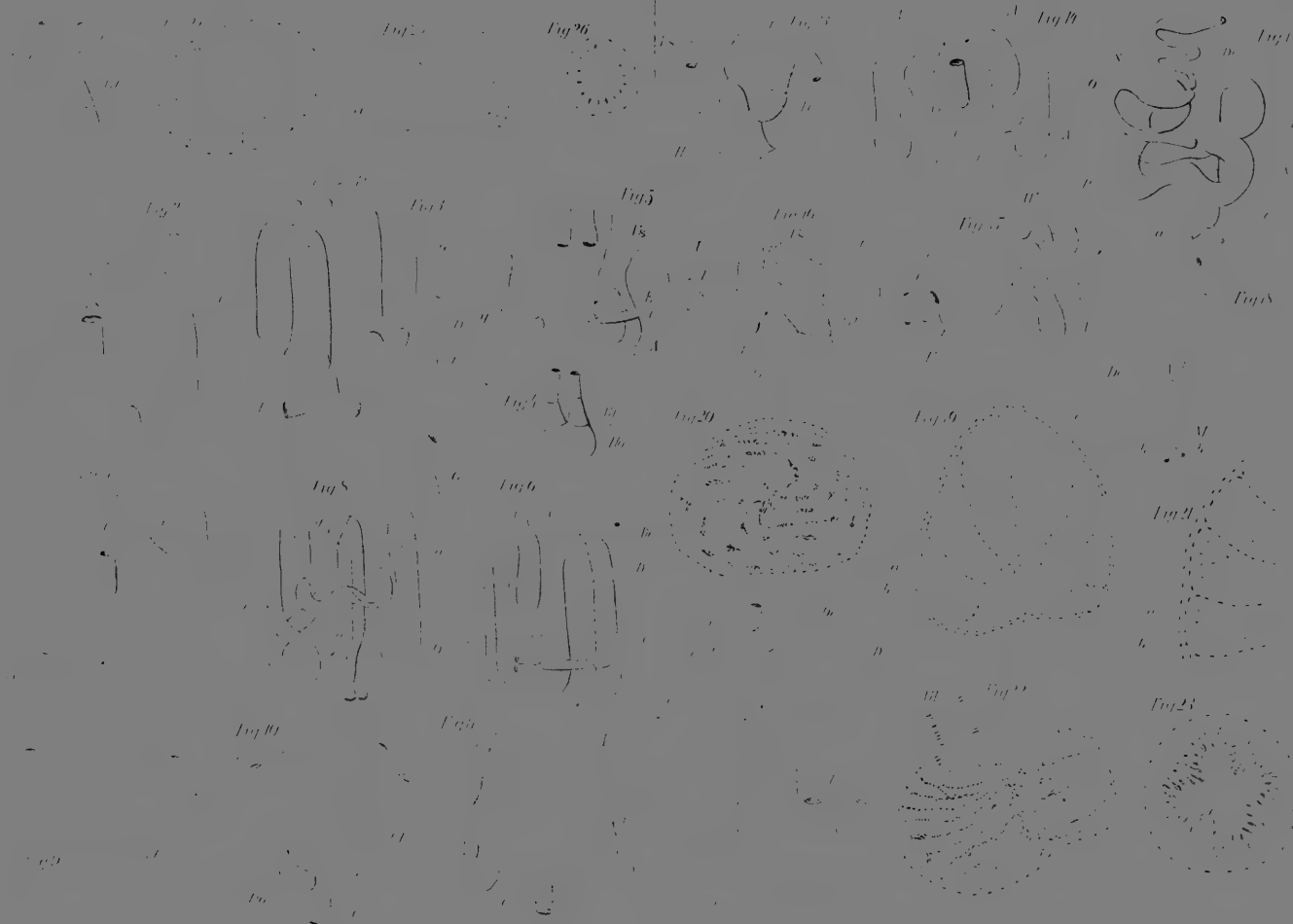


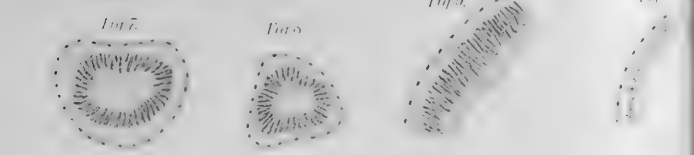
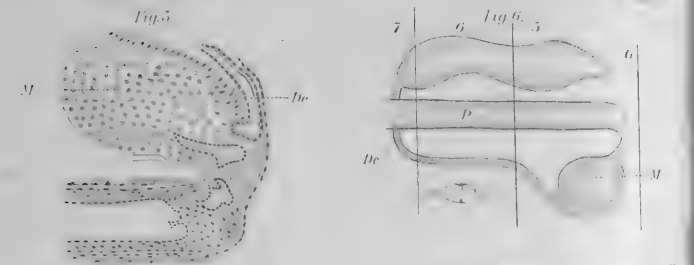
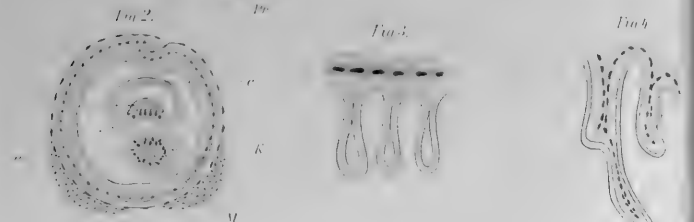
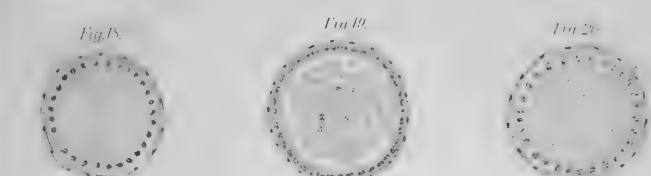
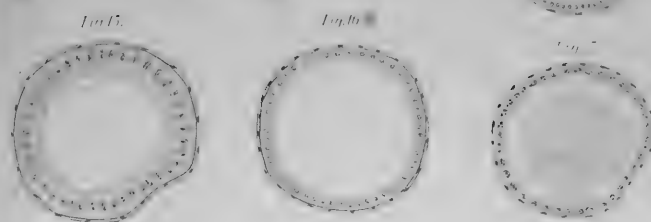
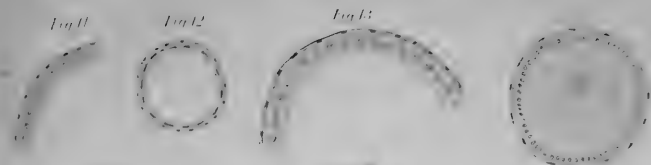
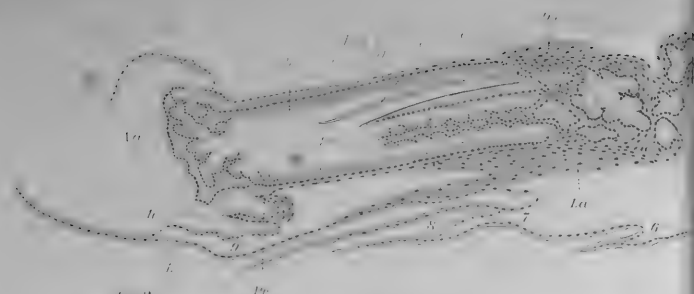


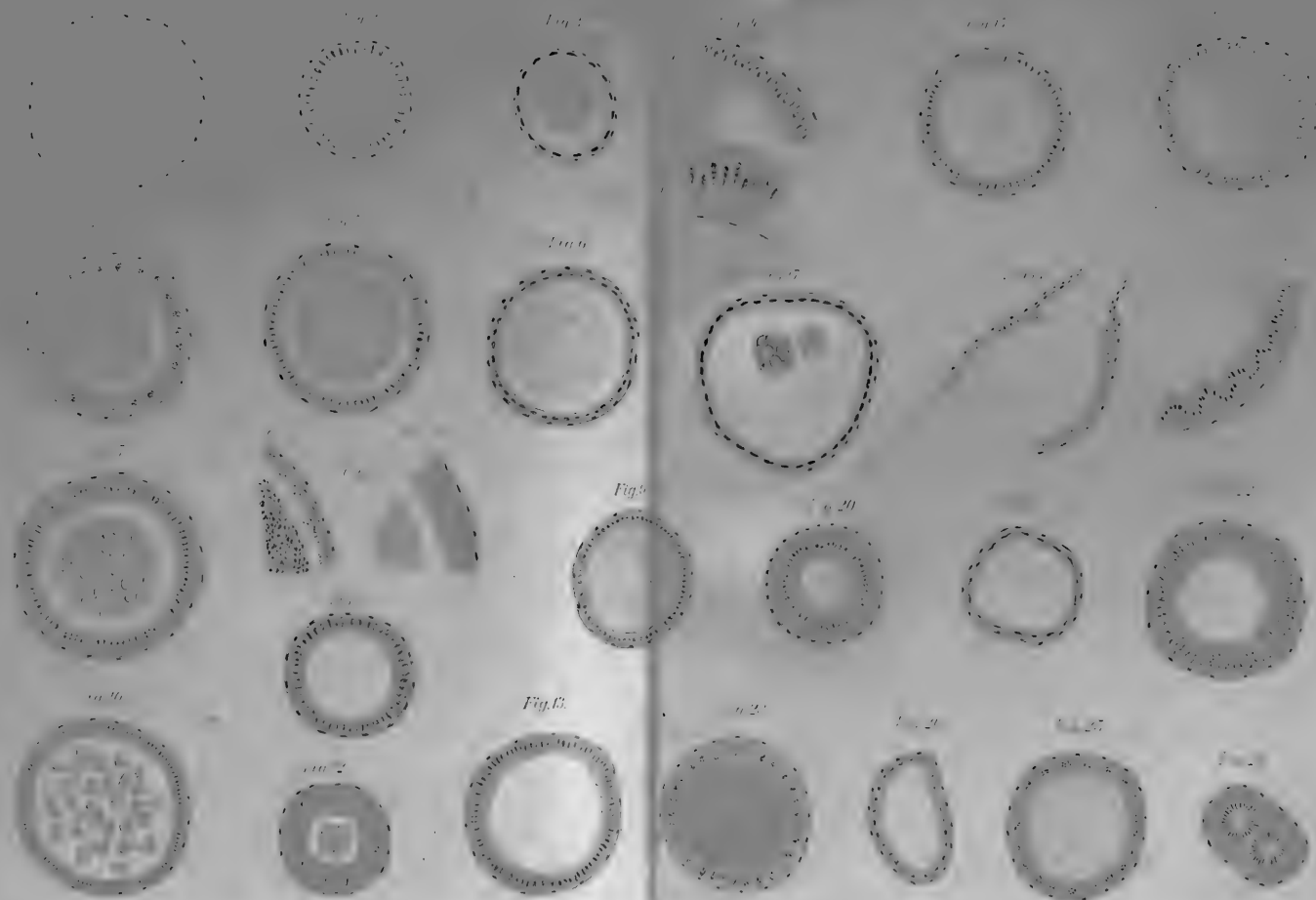


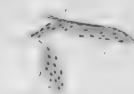
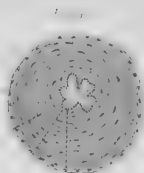
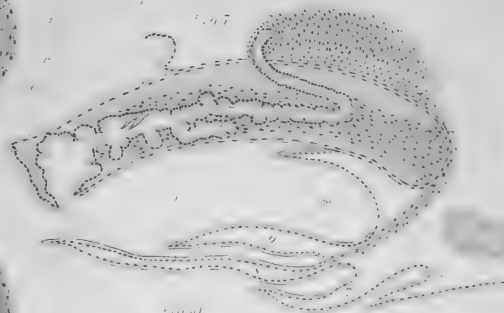
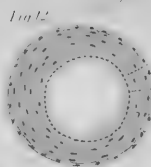
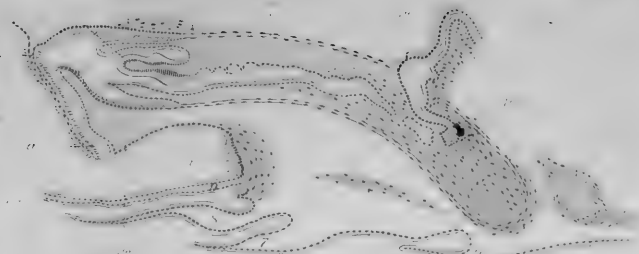
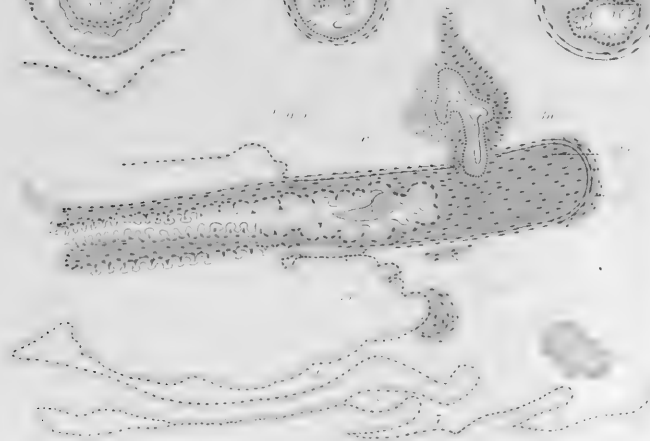
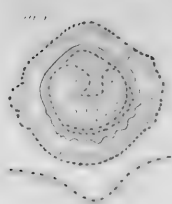






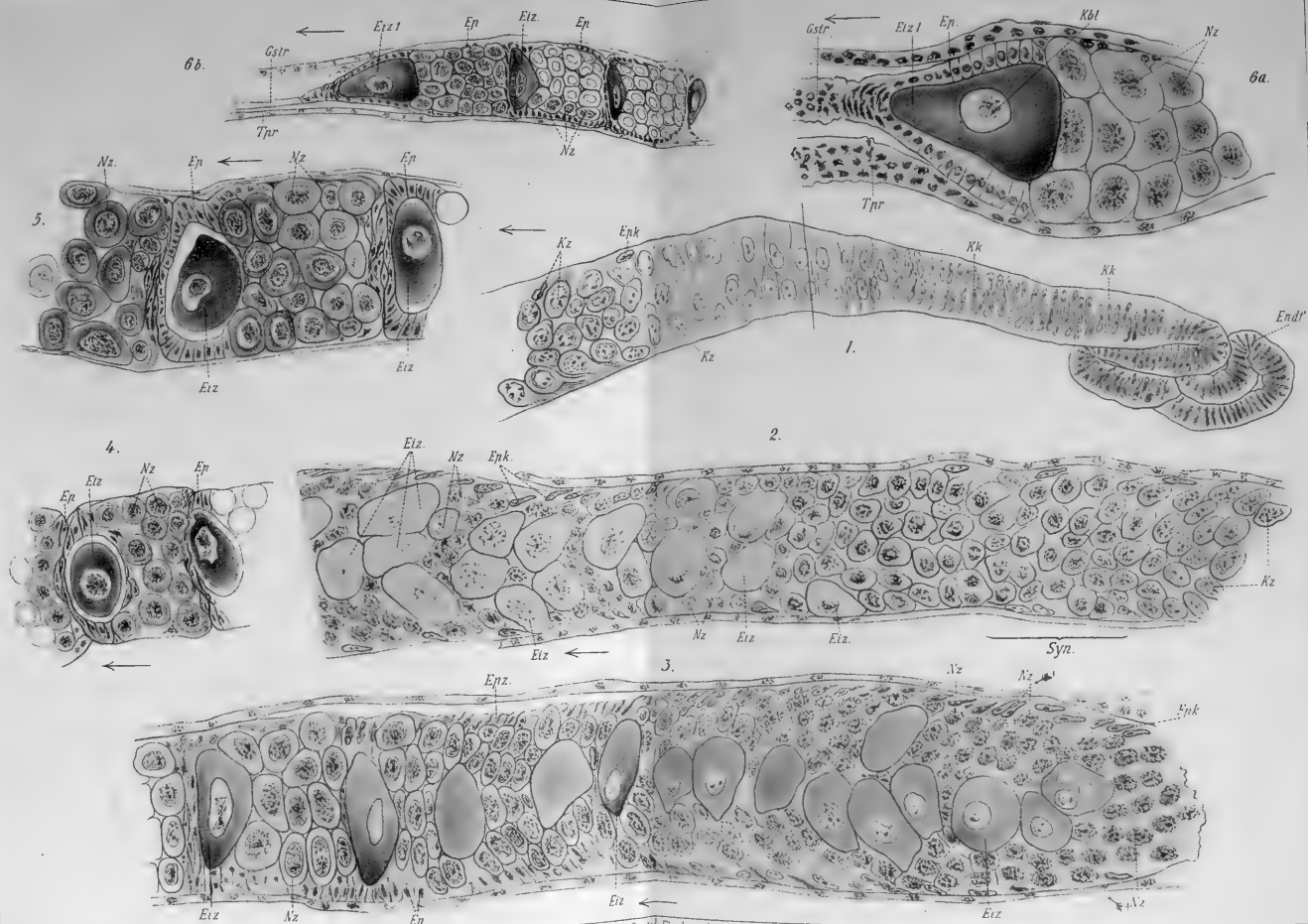






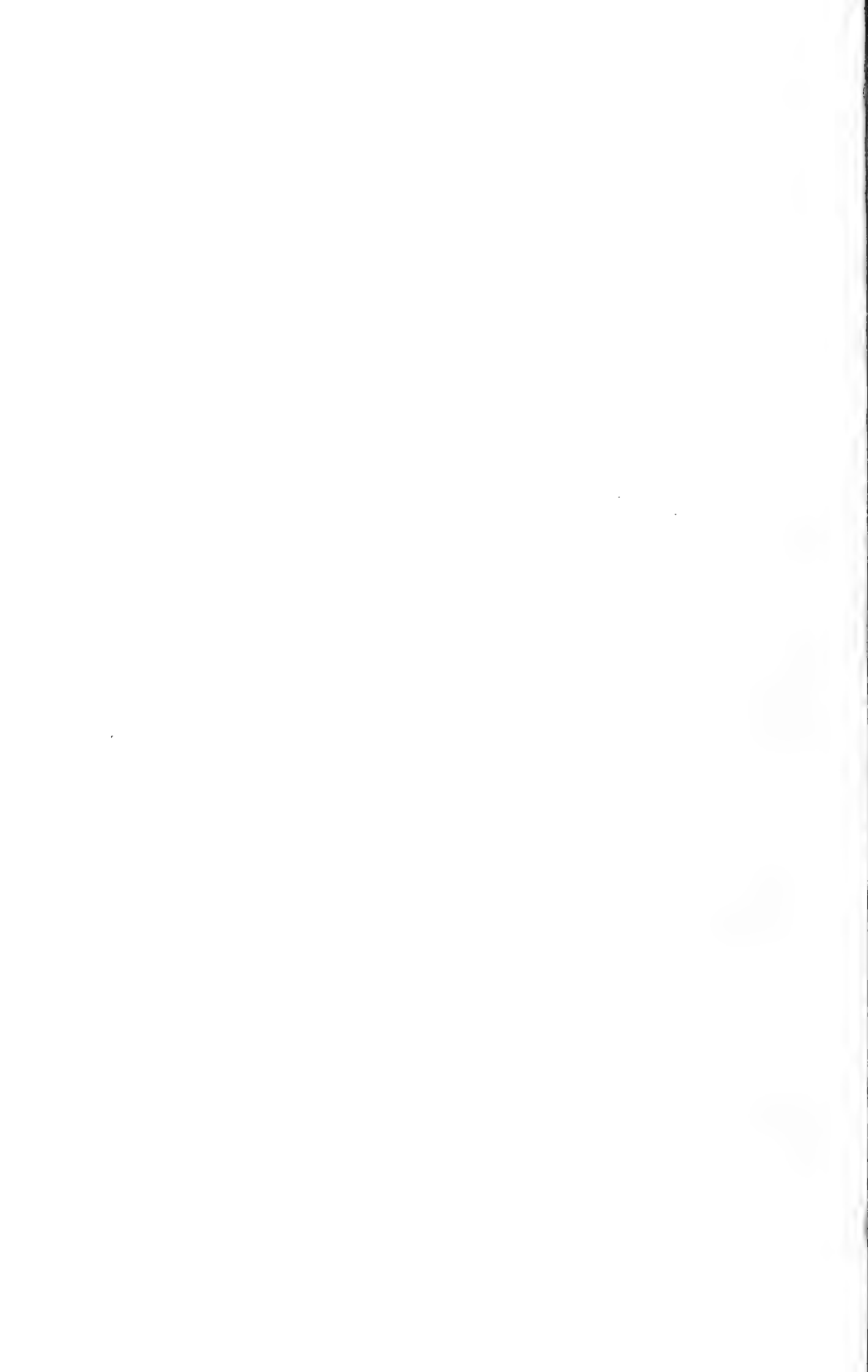


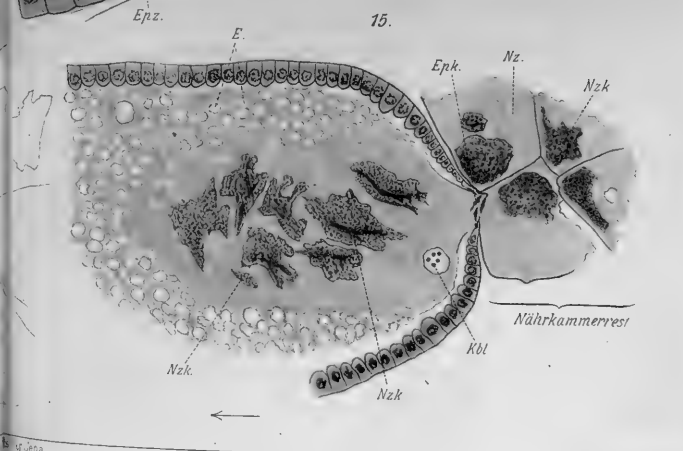
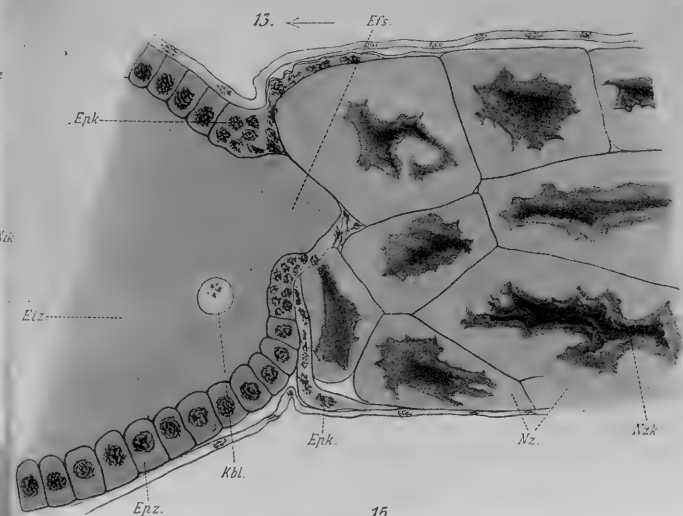
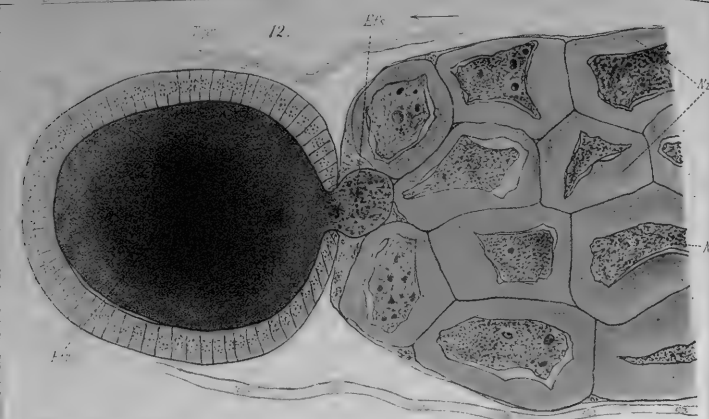














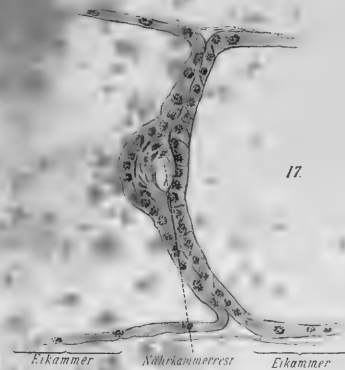
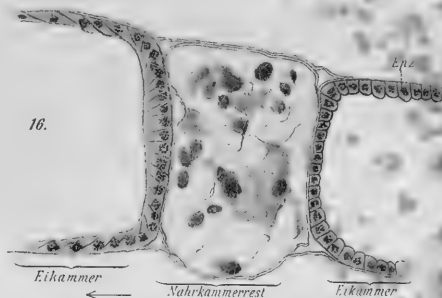
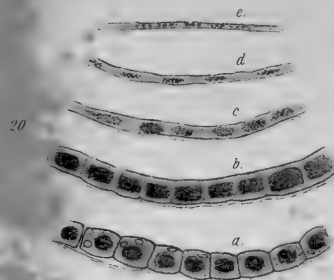
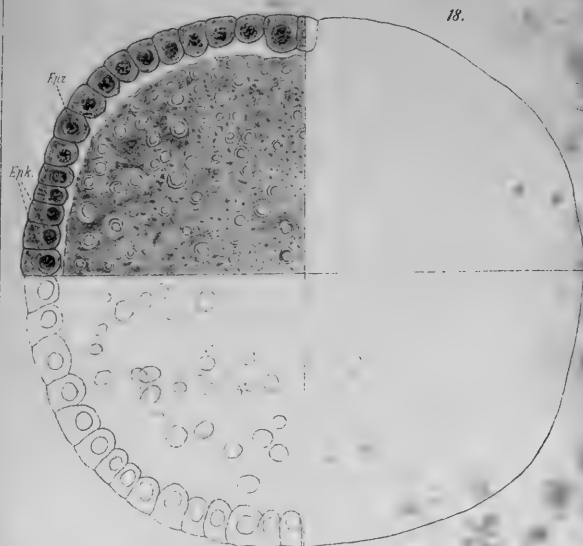


Fig 1

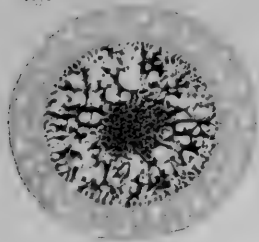


Fig 2

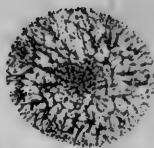


Fig 3

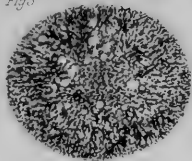


Fig 5

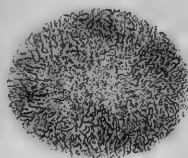


Fig 4

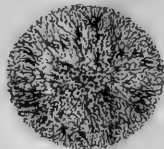


Fig 6

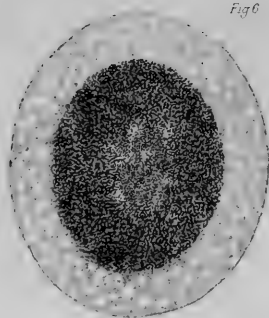


Fig 7

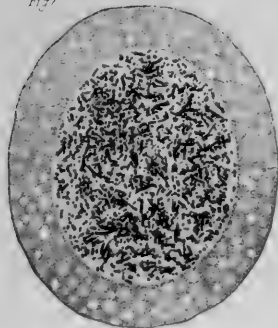


Fig 8

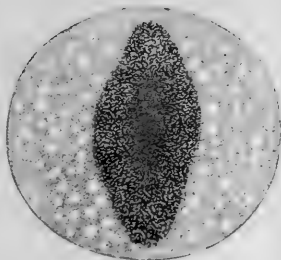


Fig 9



Fig 10

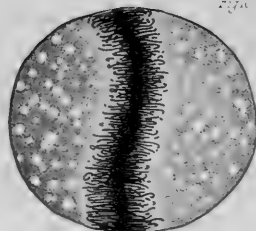


Fig. 12

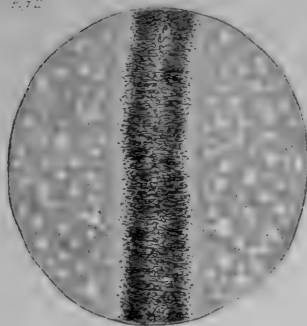


Fig. 12

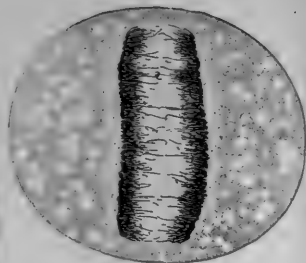


Fig. 13

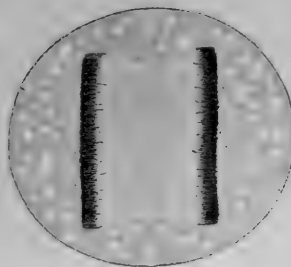


Fig. 14



Fig. 15

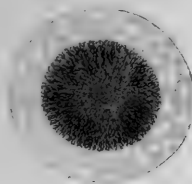


Fig. 16

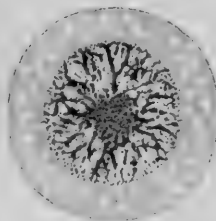


Fig. 17

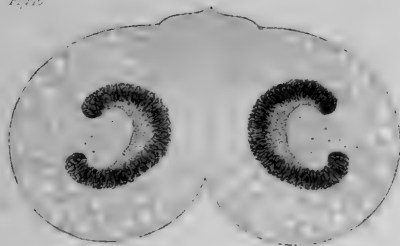
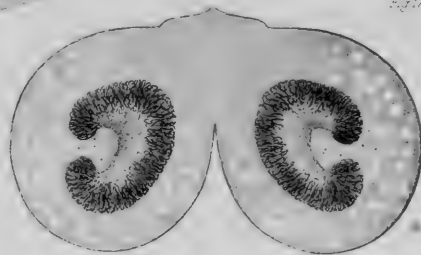


Fig. 18



Fig. 19



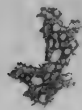


Fig. 10

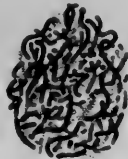


Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13



Fig. 14

Fig. 15

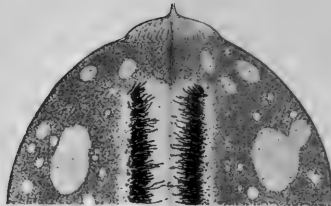


Fig. 16

Fig. 17

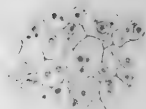


Fig. 18





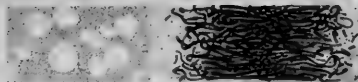
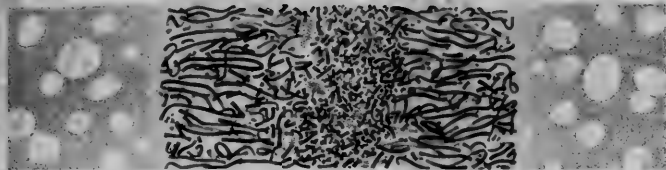


Fig. 1.

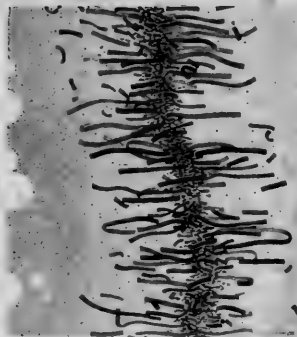








Fig. 61

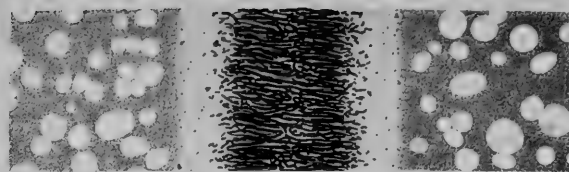


Fig. 62

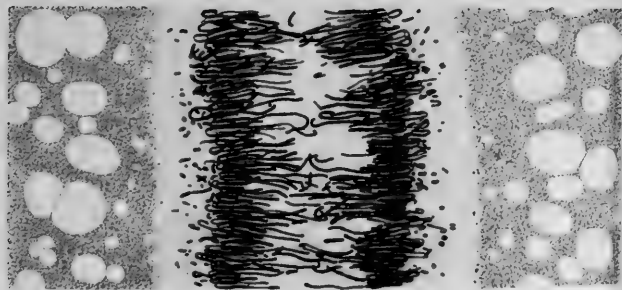


Fig. 63

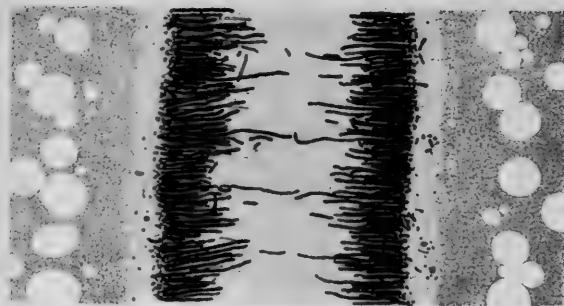


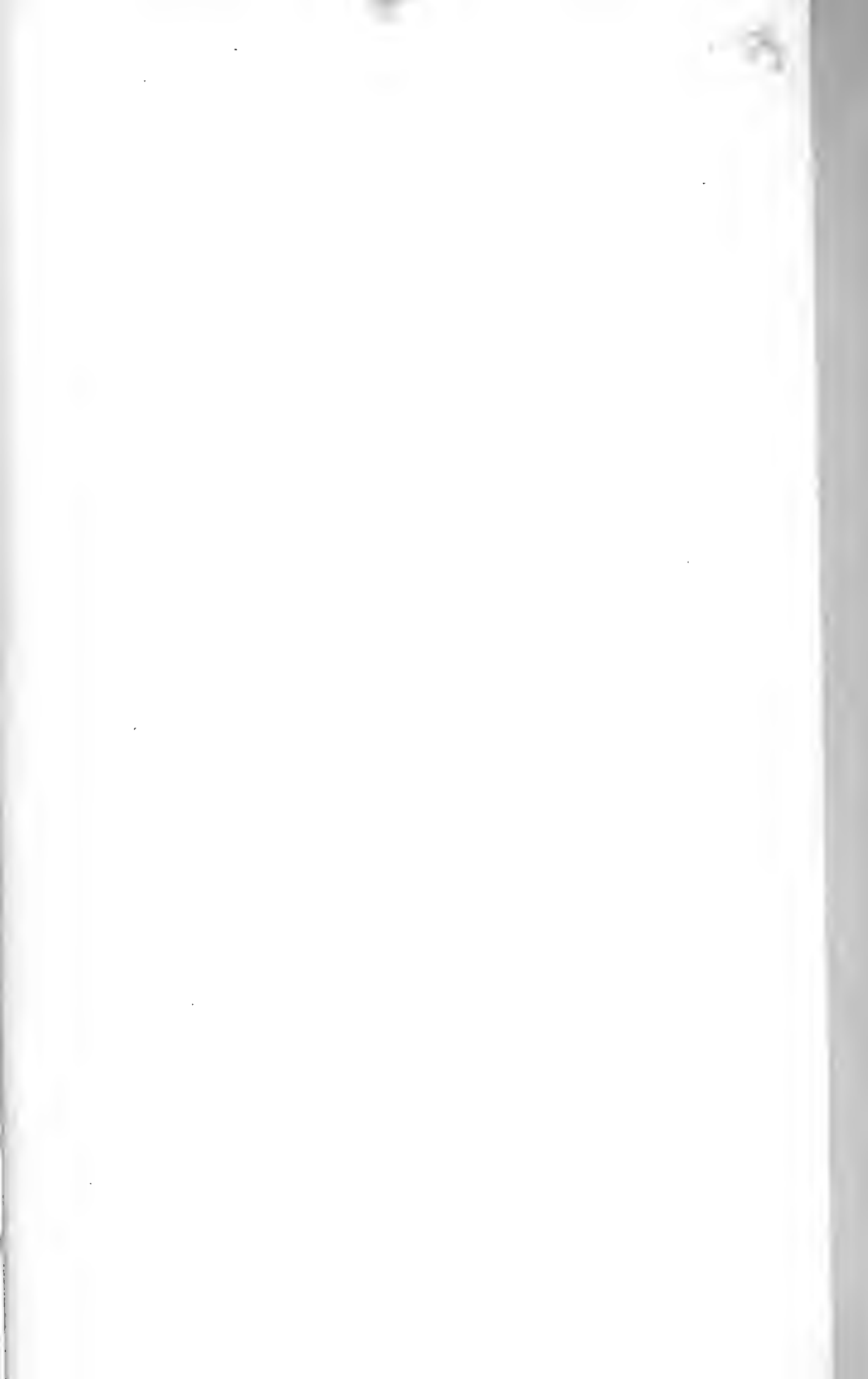
Fig. 64



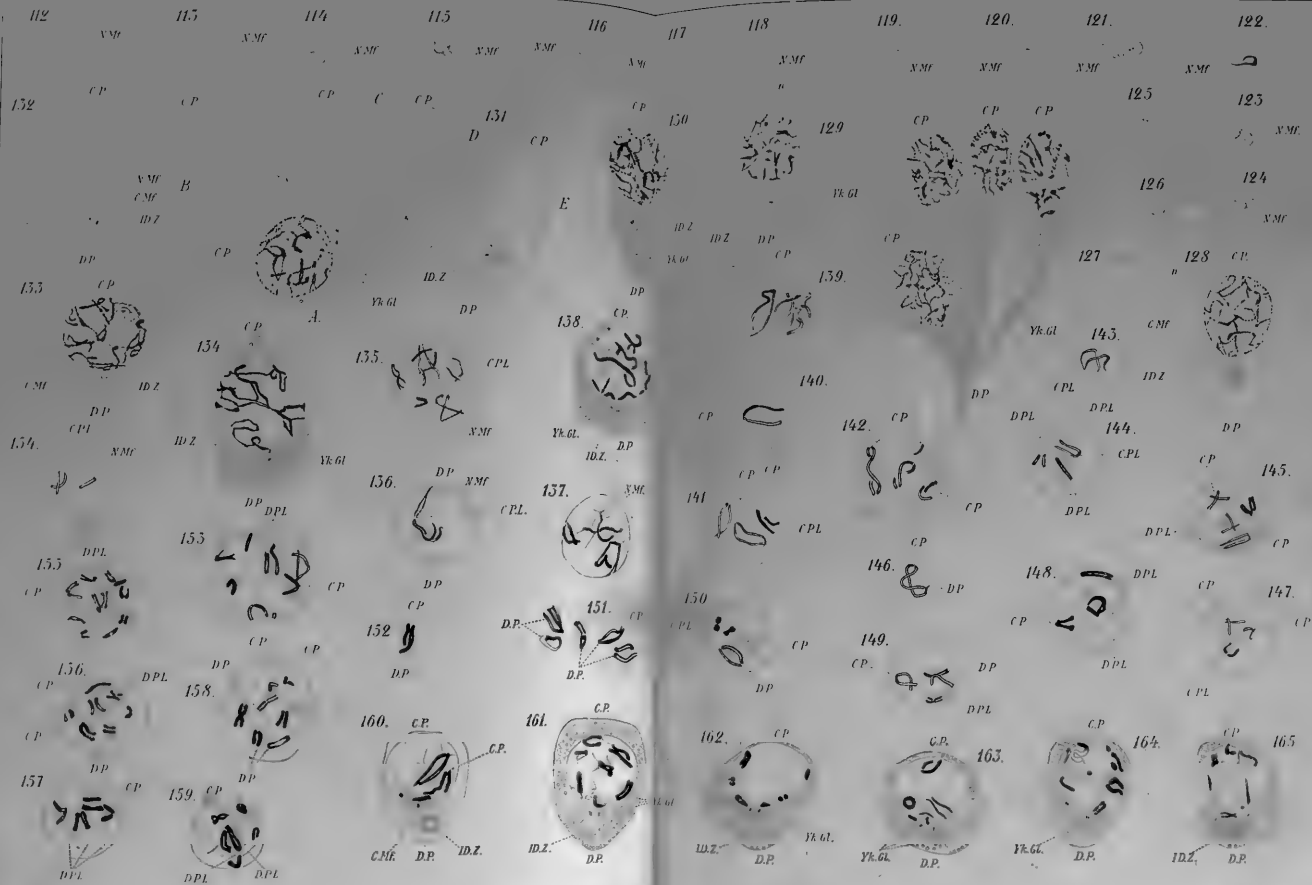


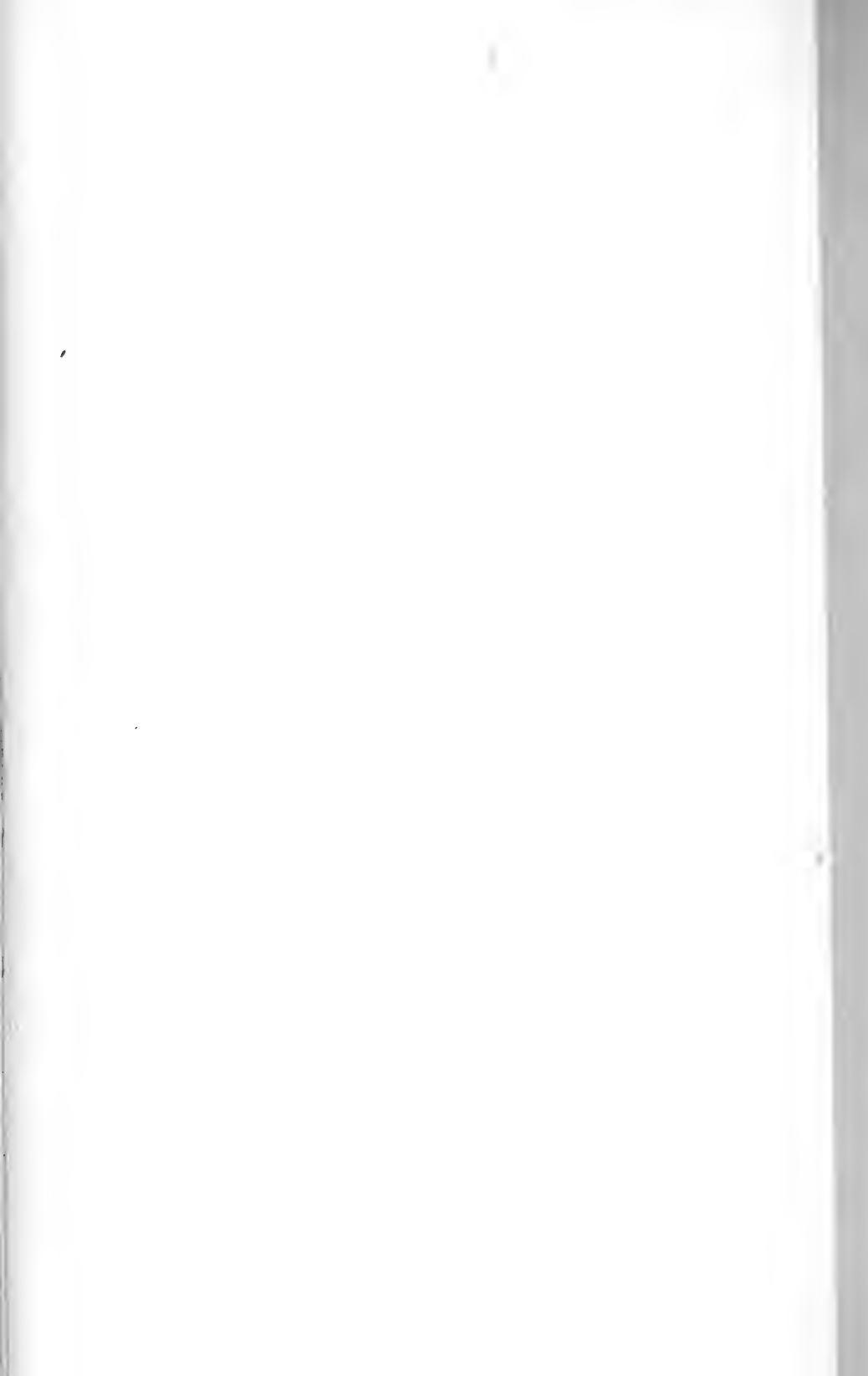




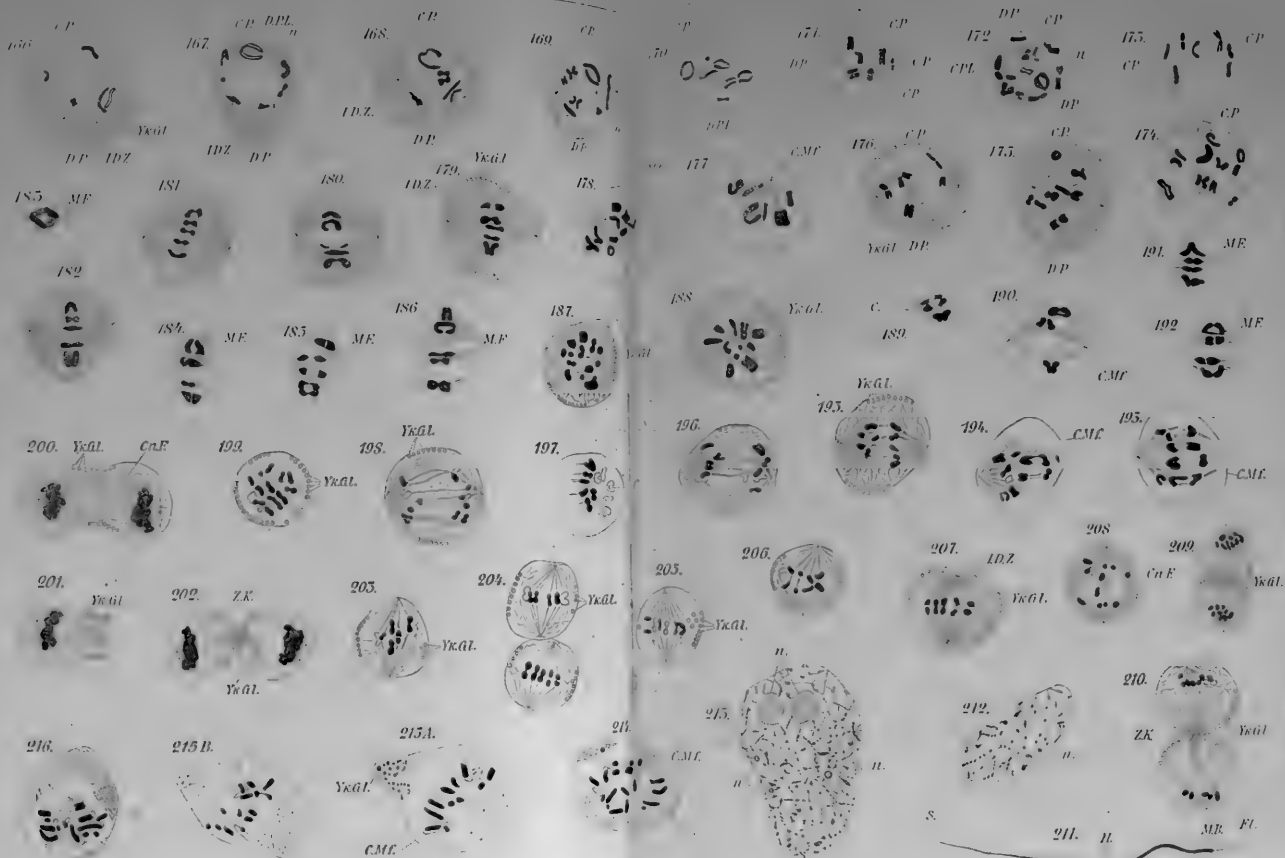




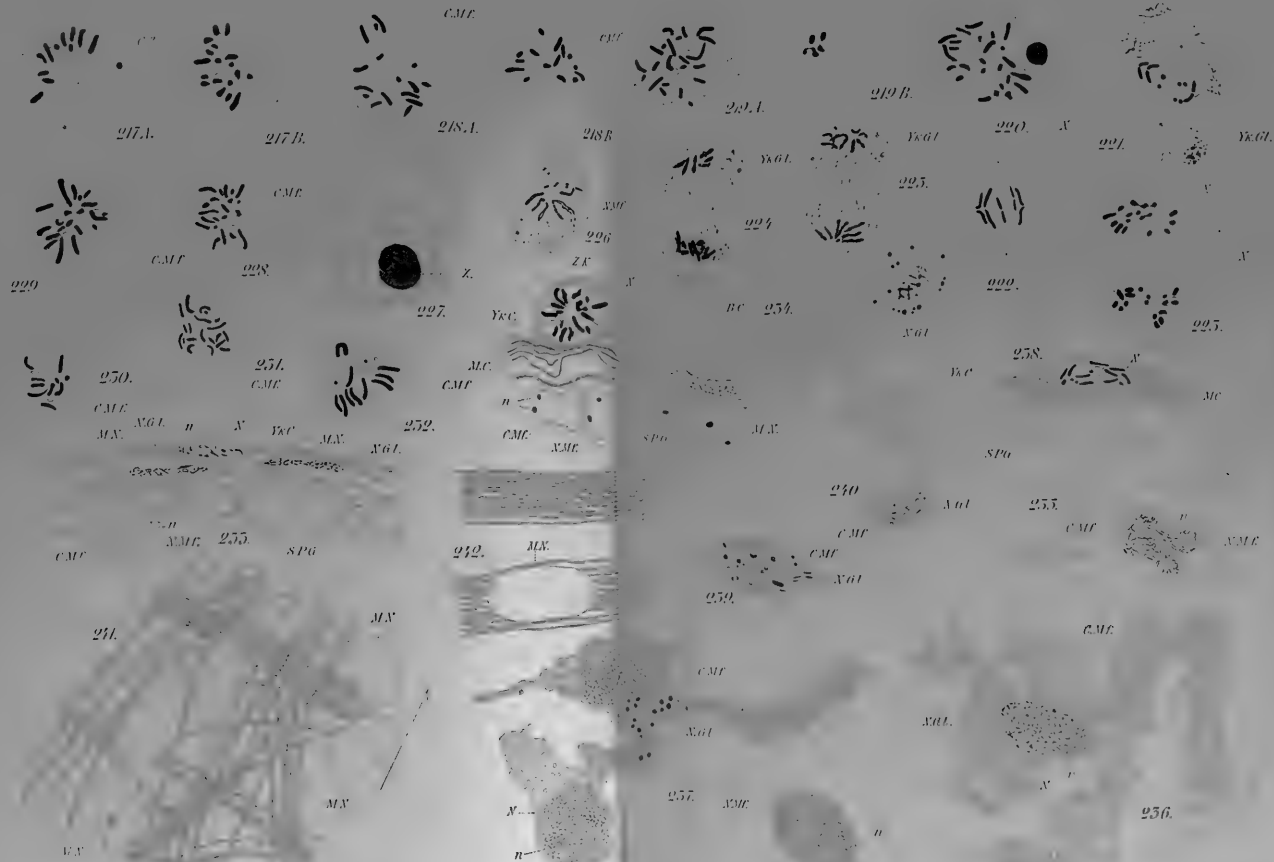


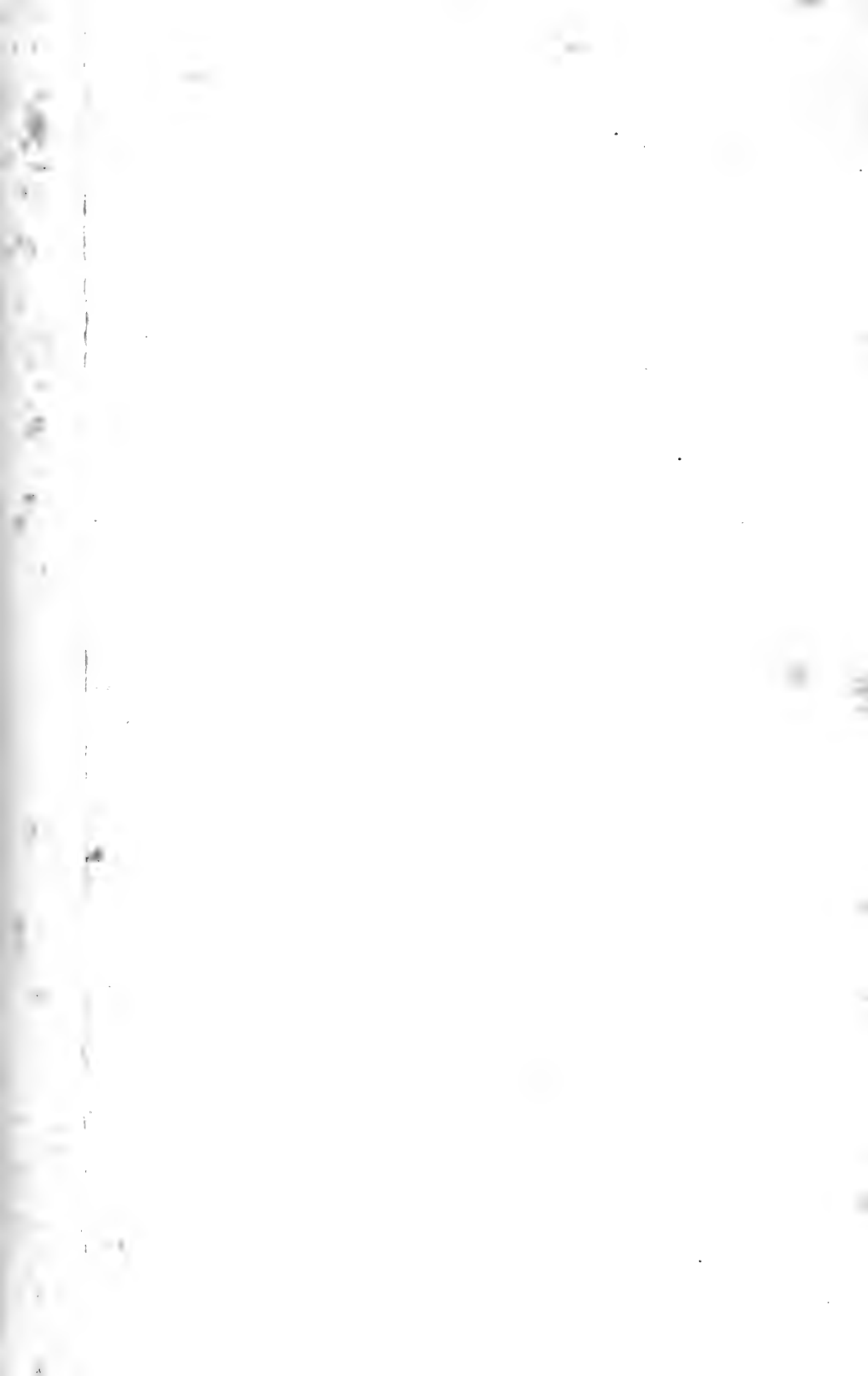


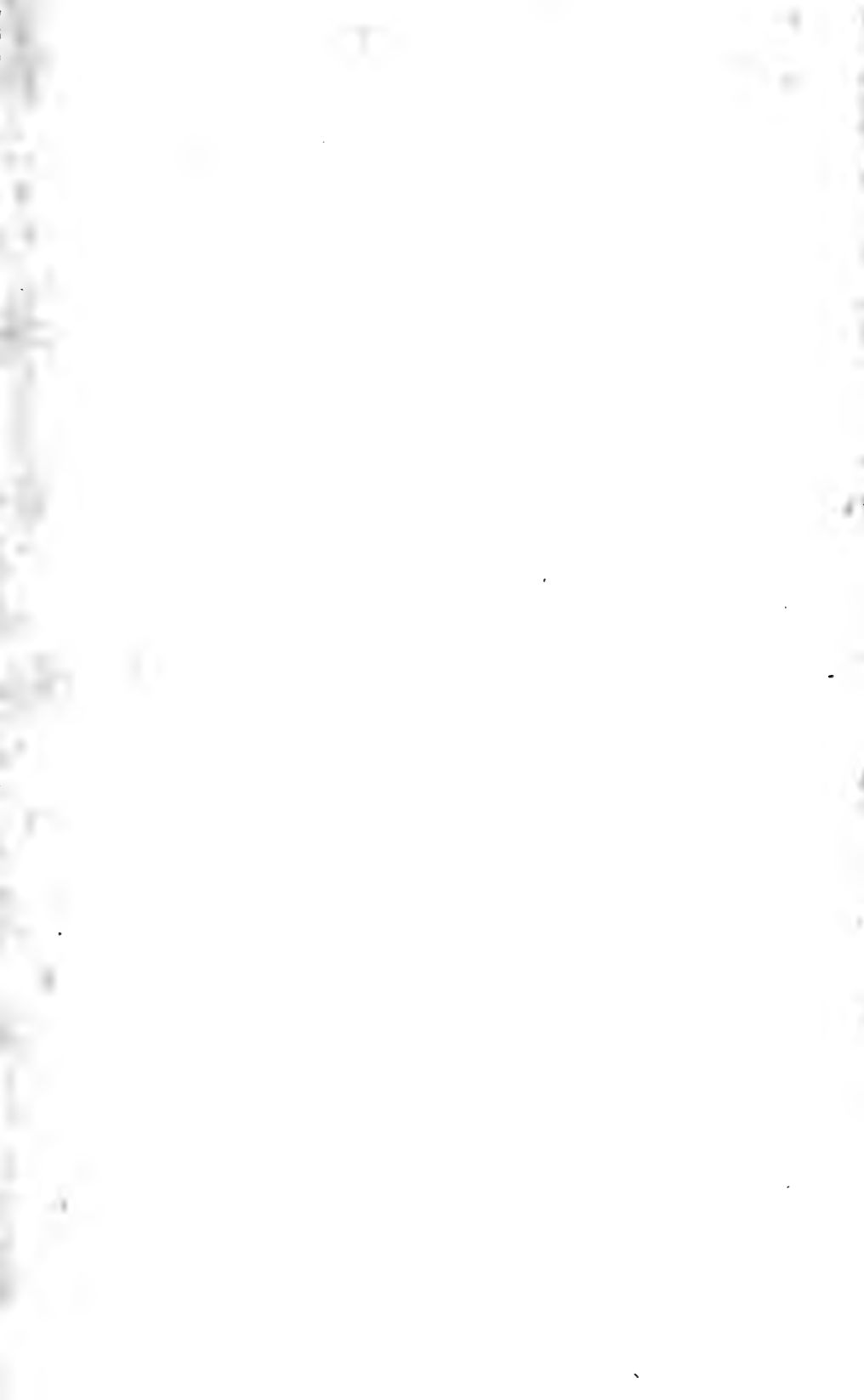


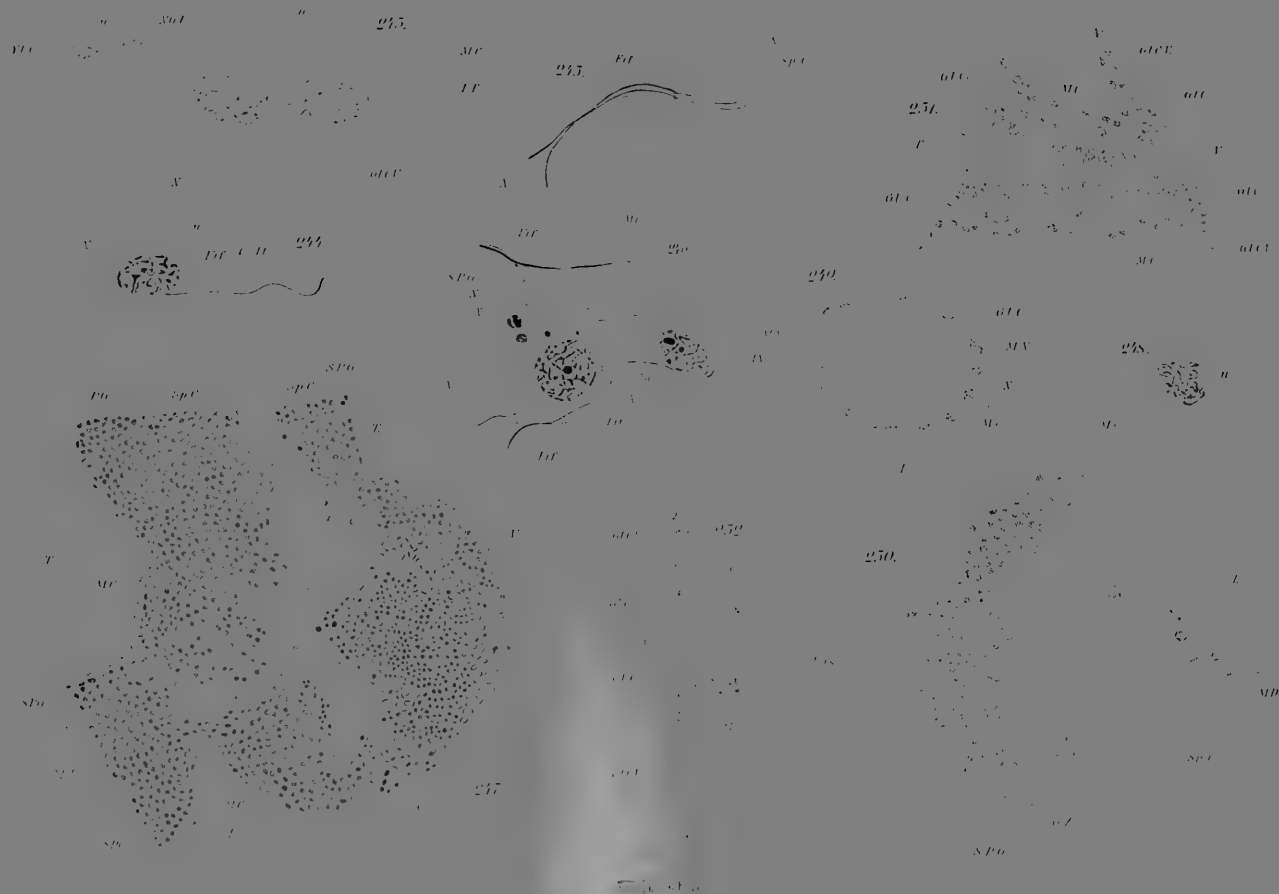






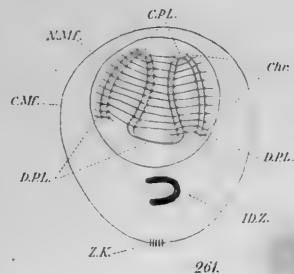
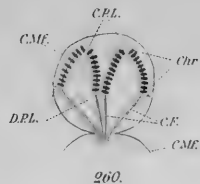
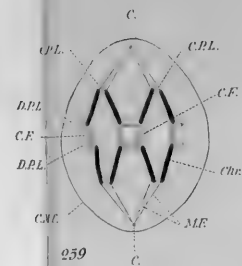
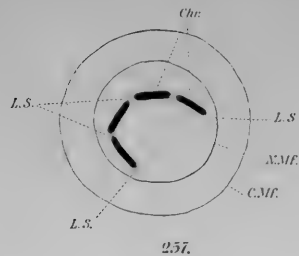
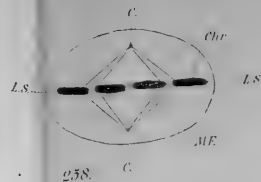
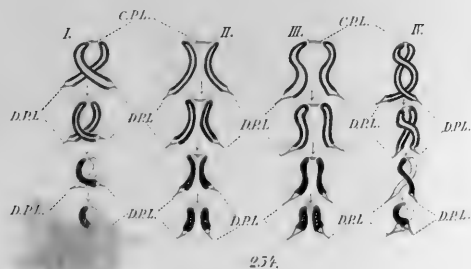
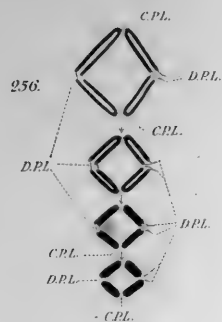
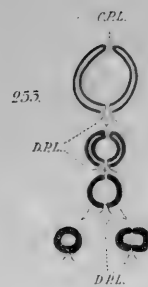
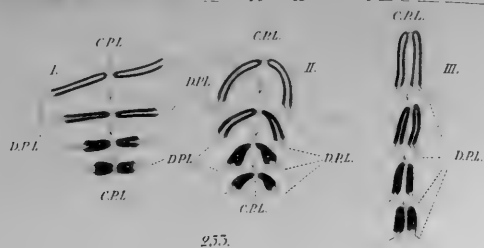










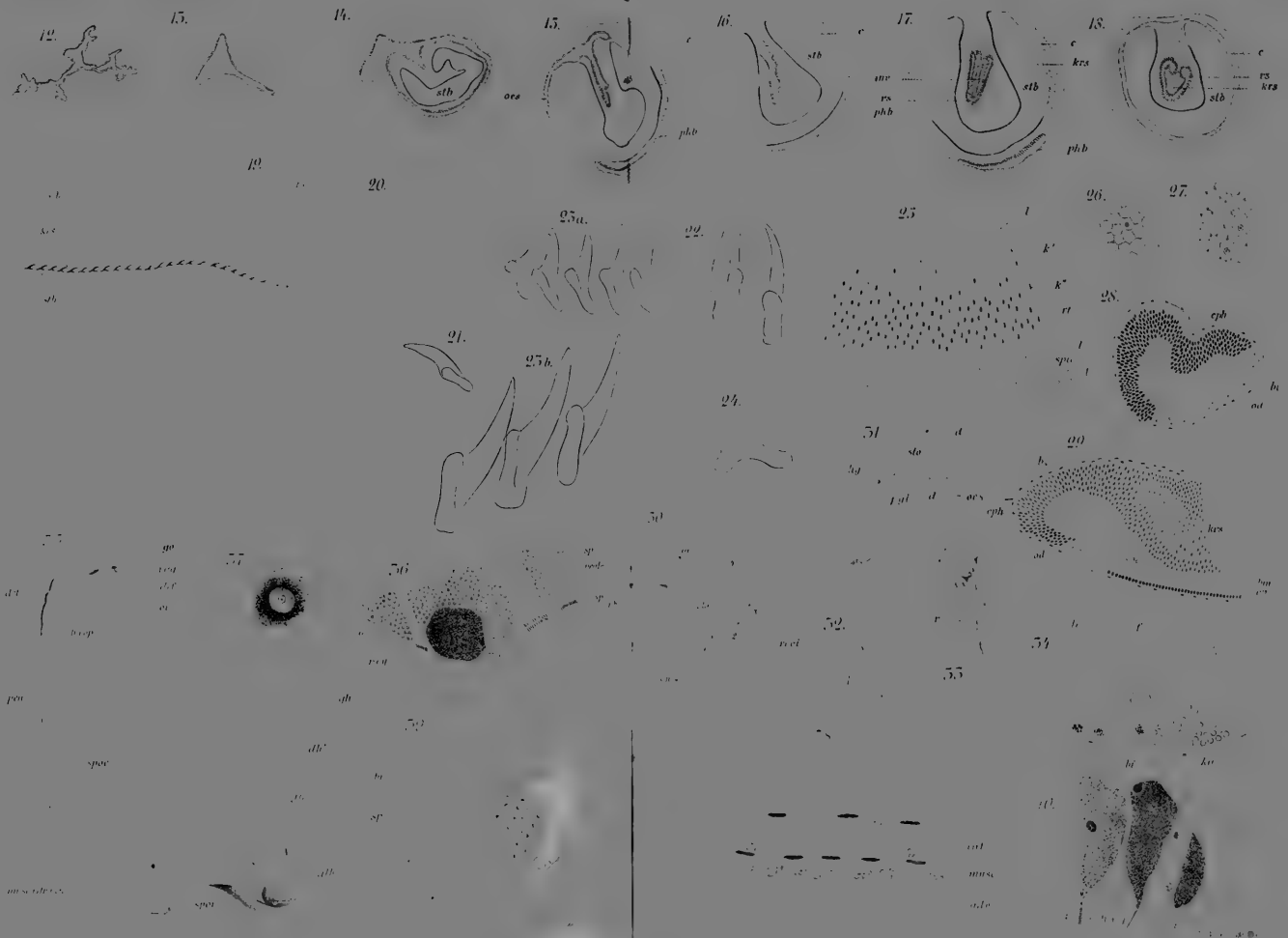




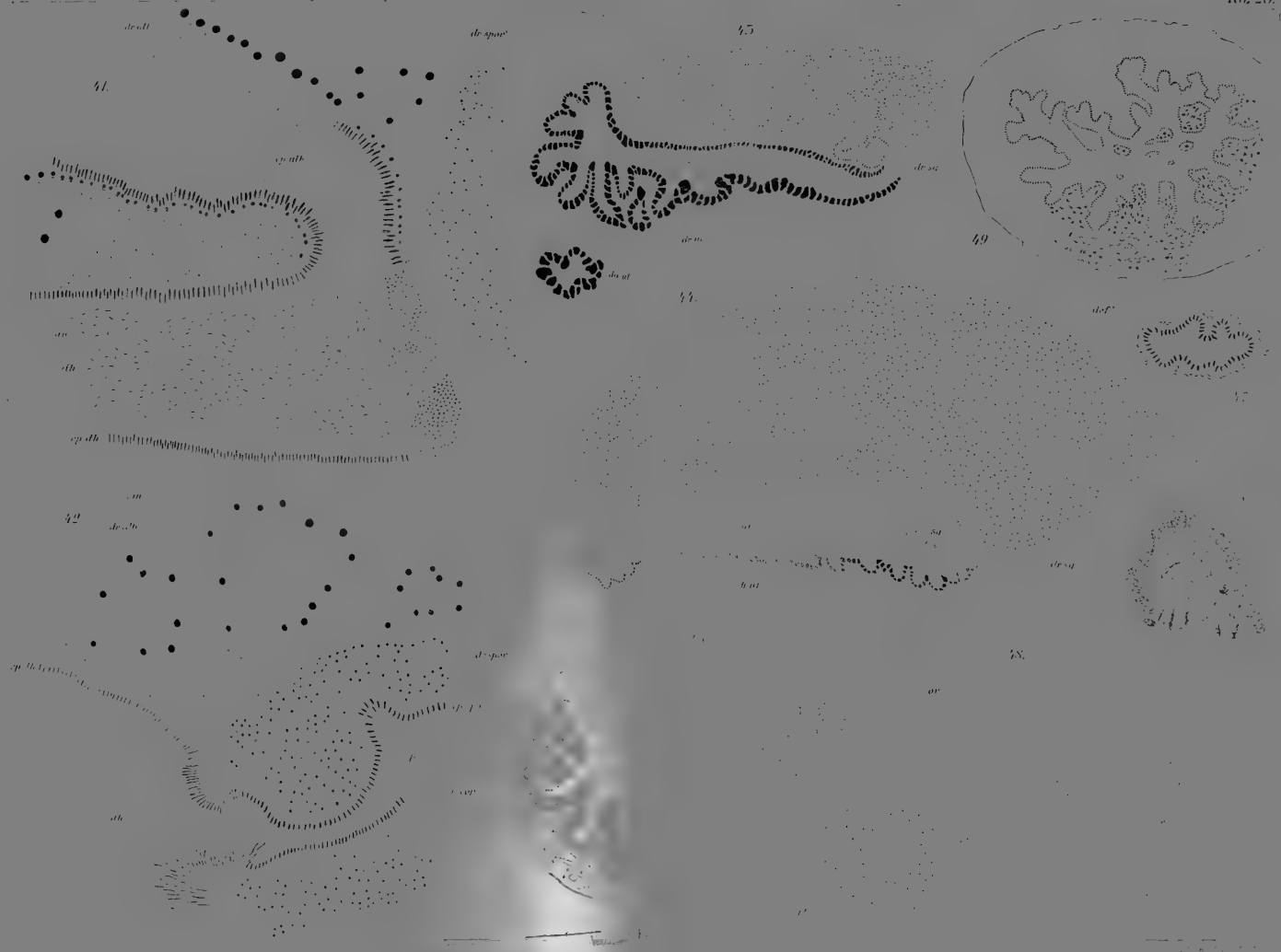






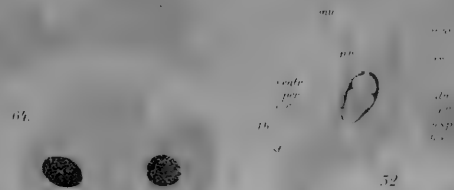
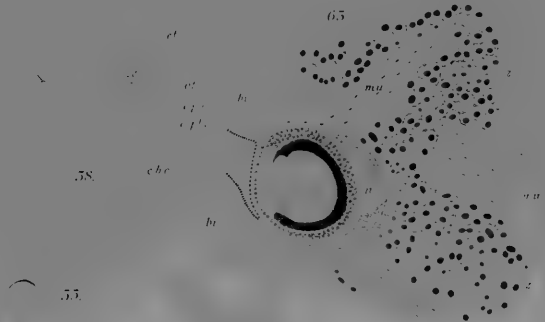
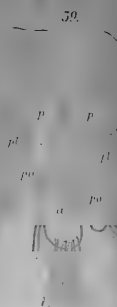
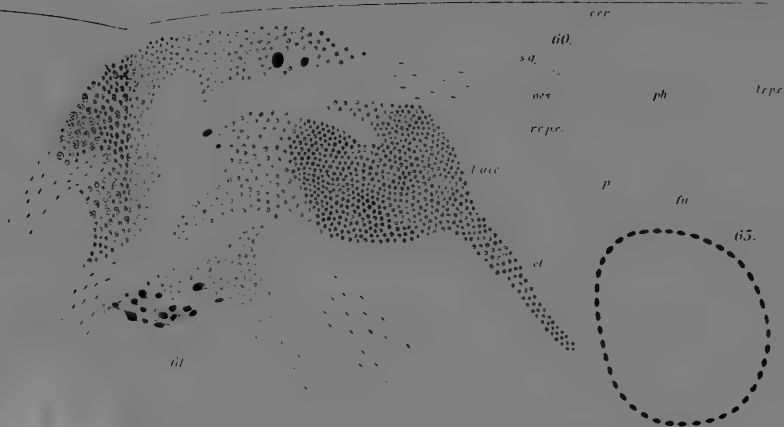
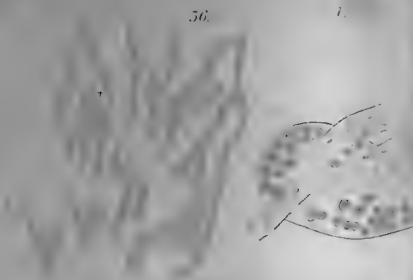
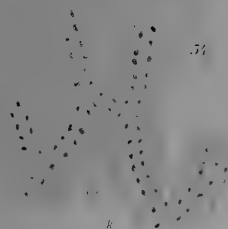
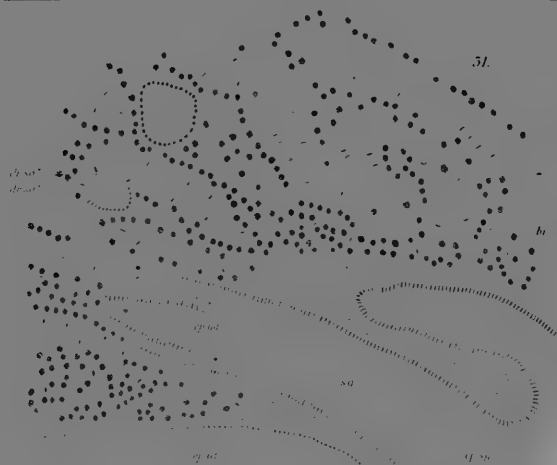




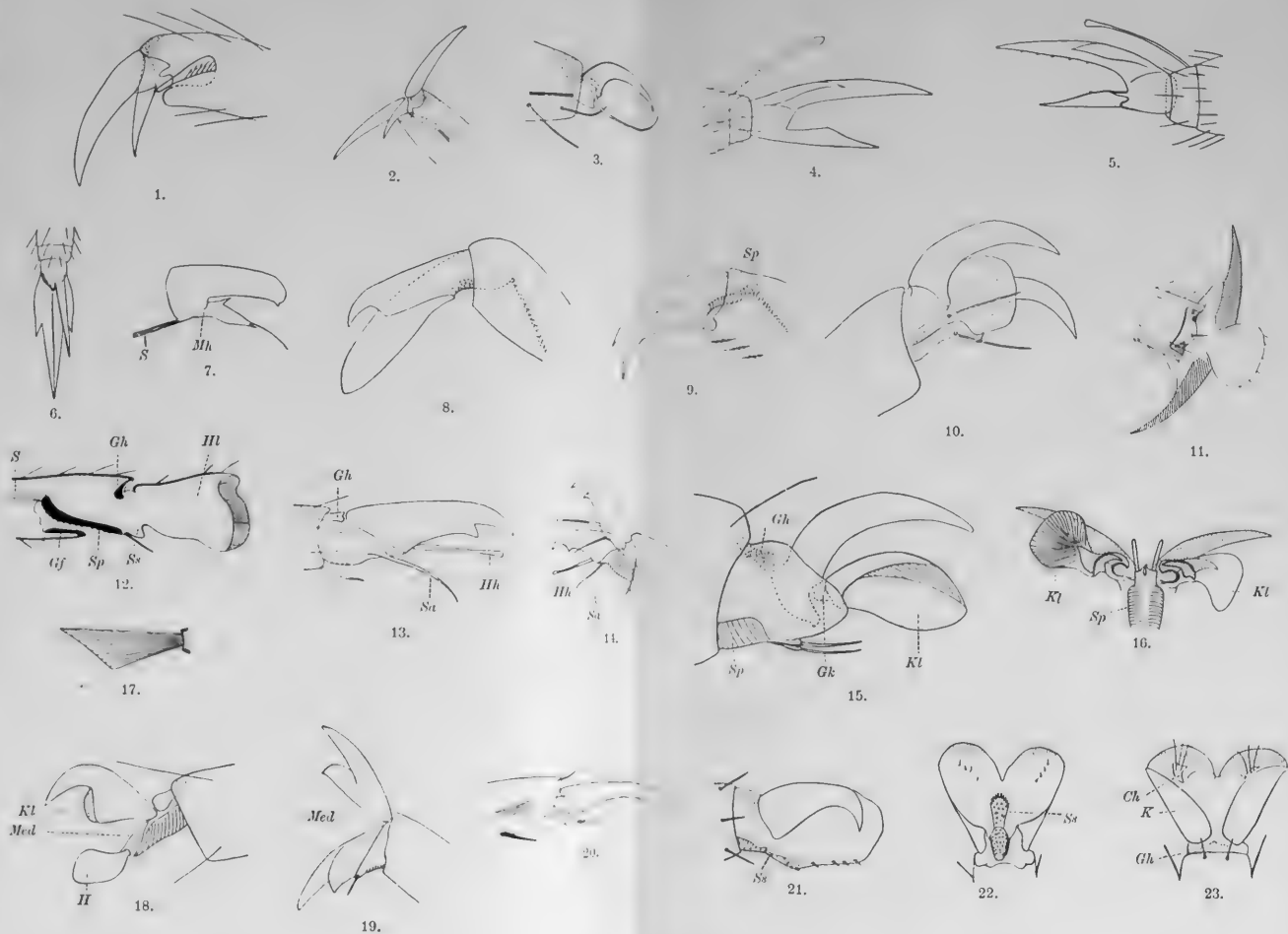




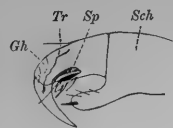




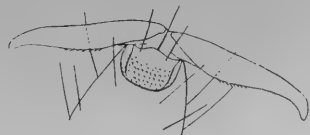




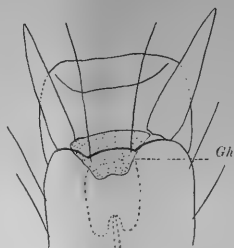




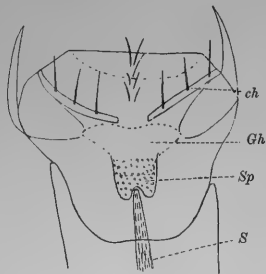
24.



25.



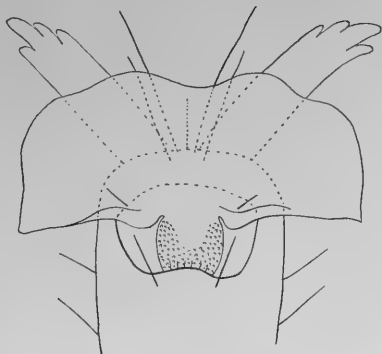
26.



27.



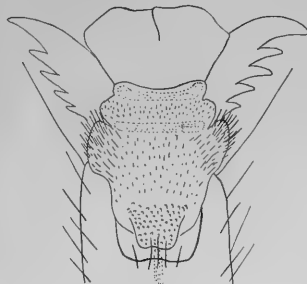
28.



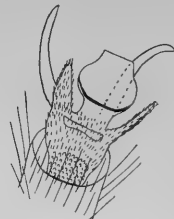
29.



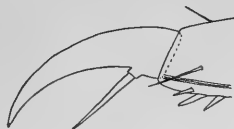
30.



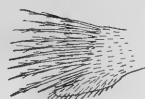
32.



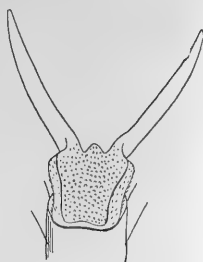
33.



35.



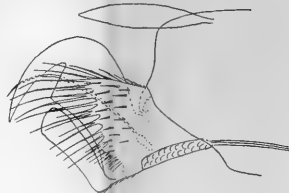
39.



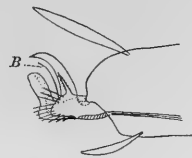
36.



31.



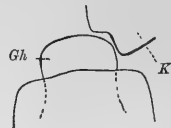
37.



38.



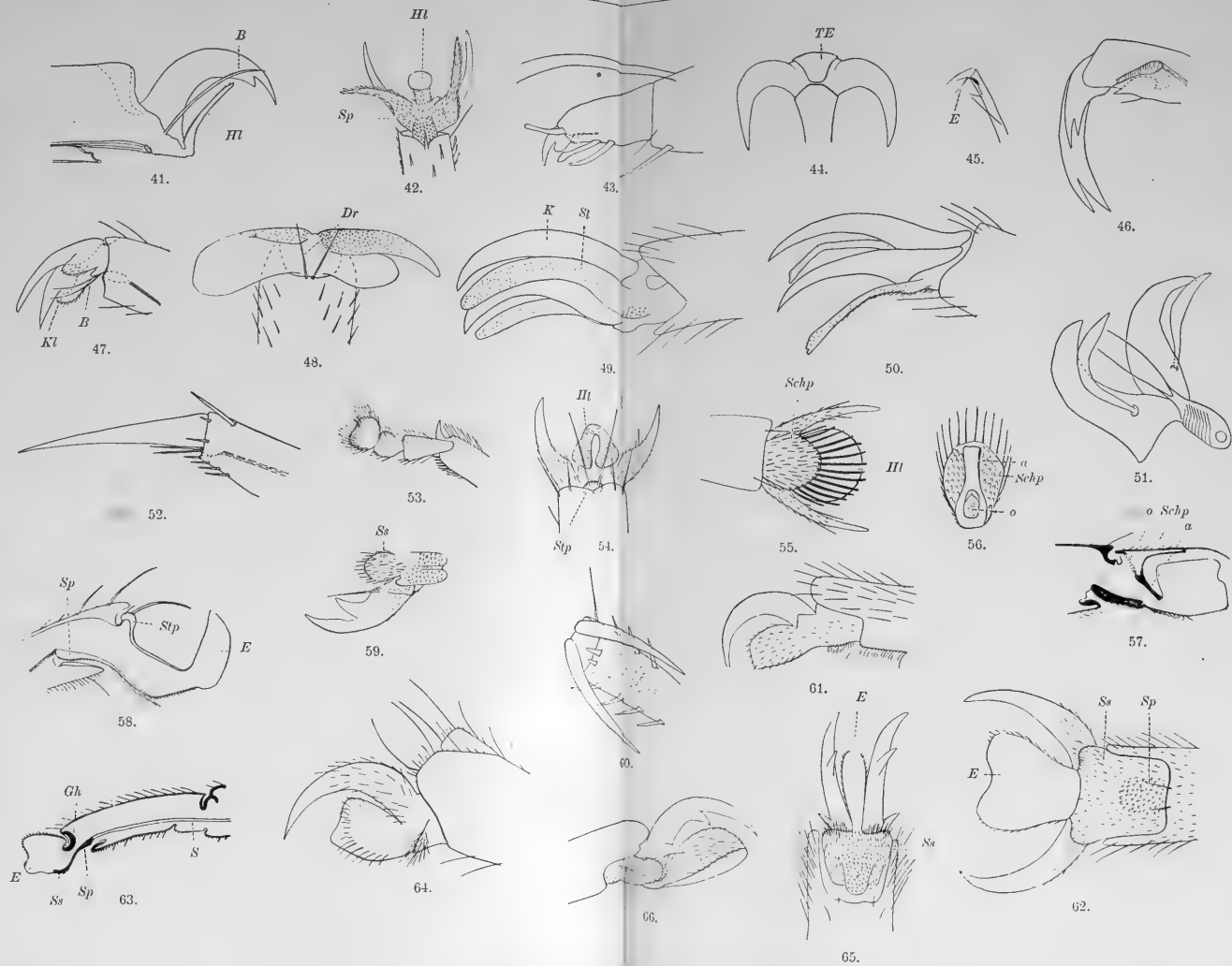
34.



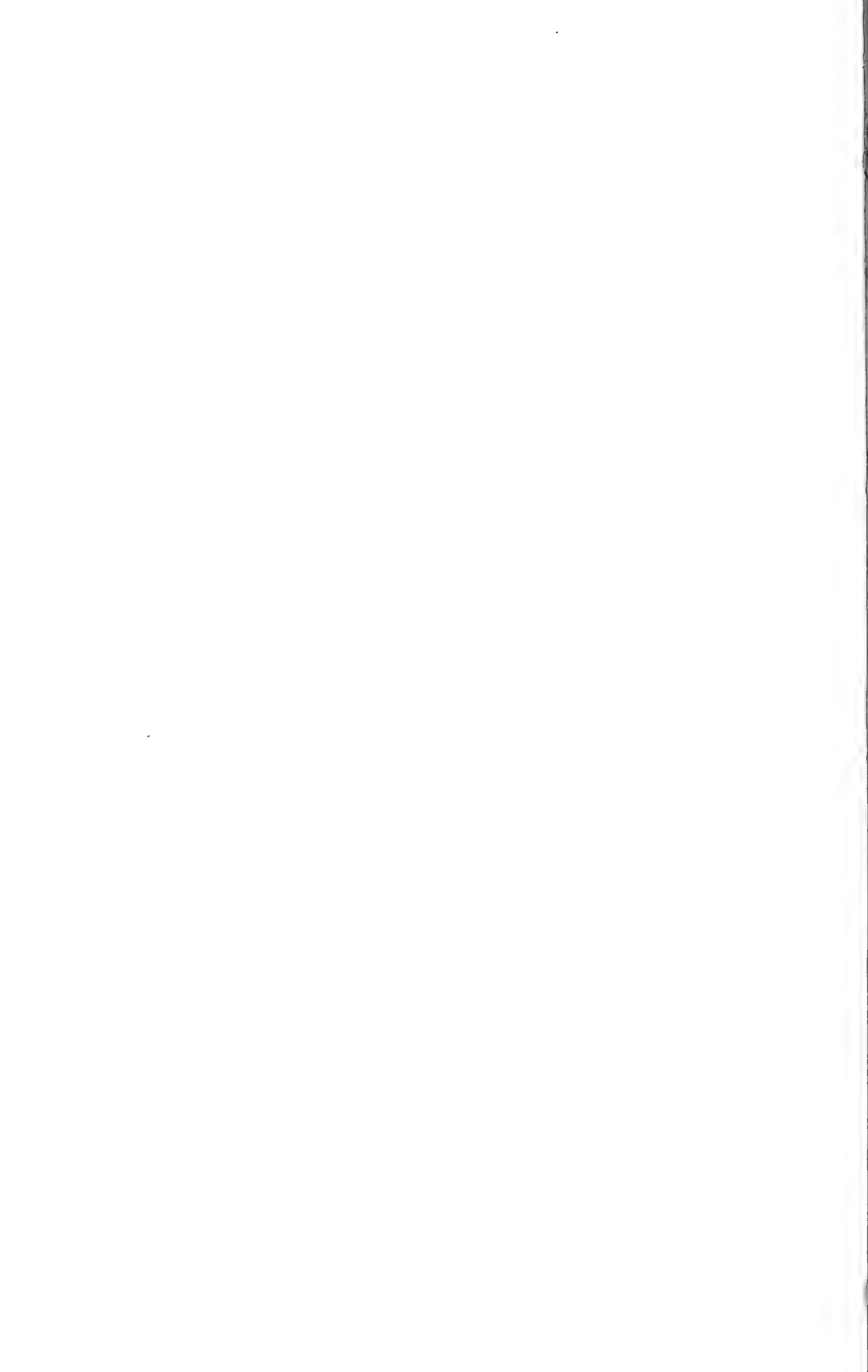
40.

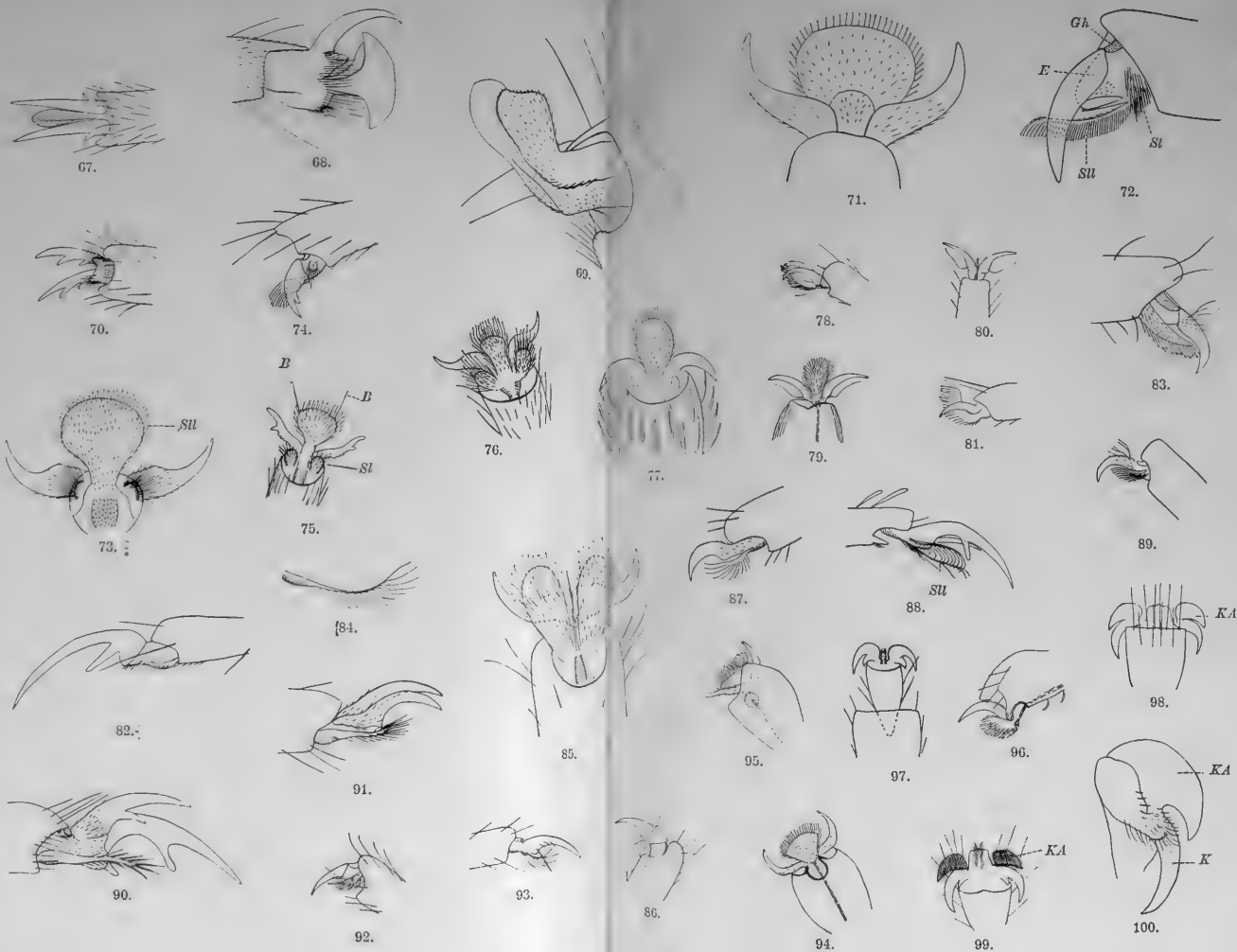




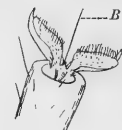
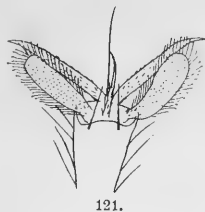
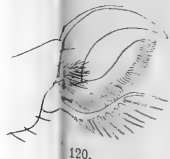
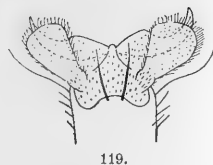
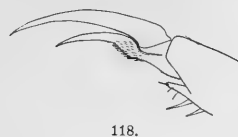
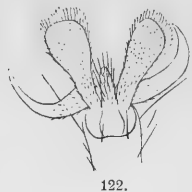
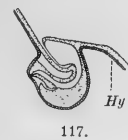
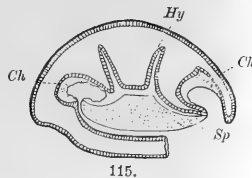
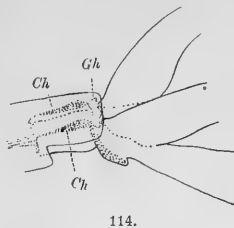
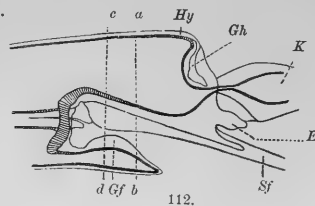
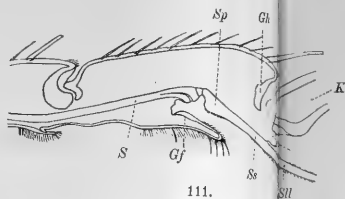
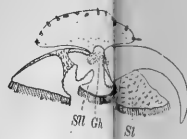
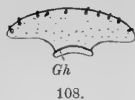
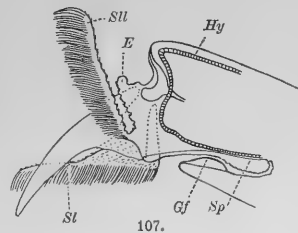
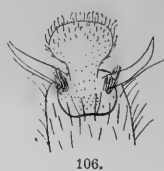
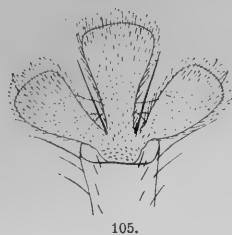
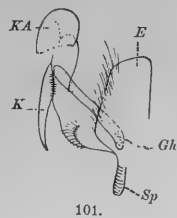


















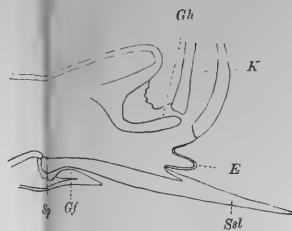
124.



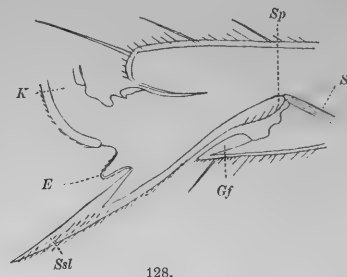
125.



126.



127.



128.



129.



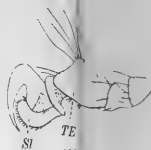
130.



131.



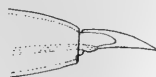
132.



133.



134.



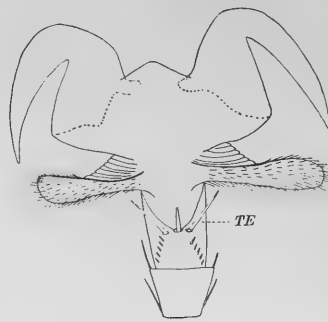
137.



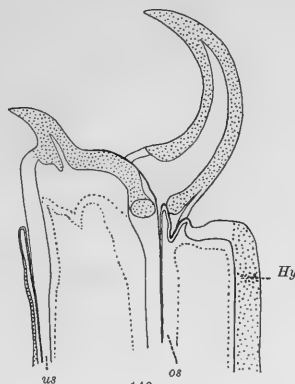
139.



136.



135.



140.



138.



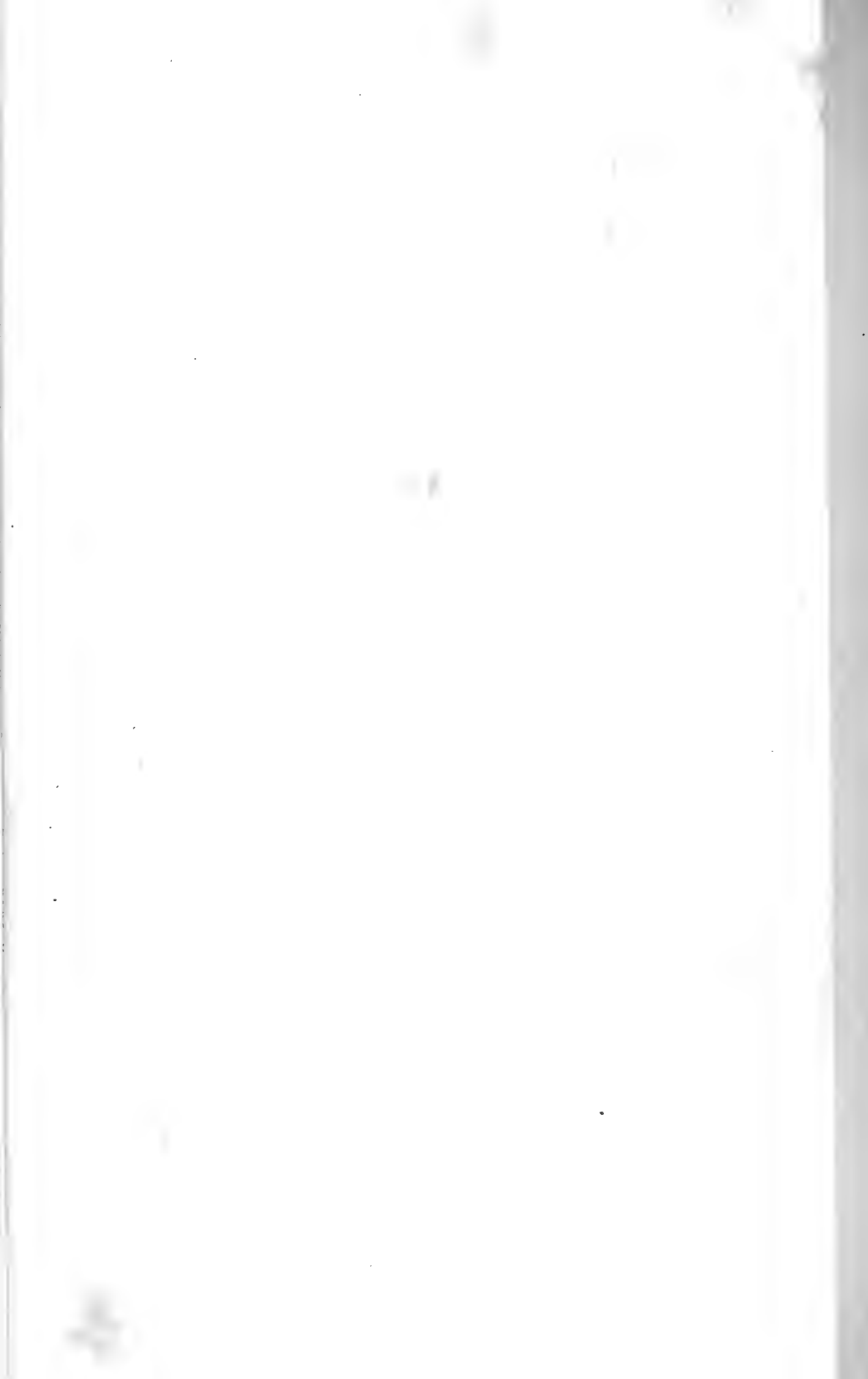
141.

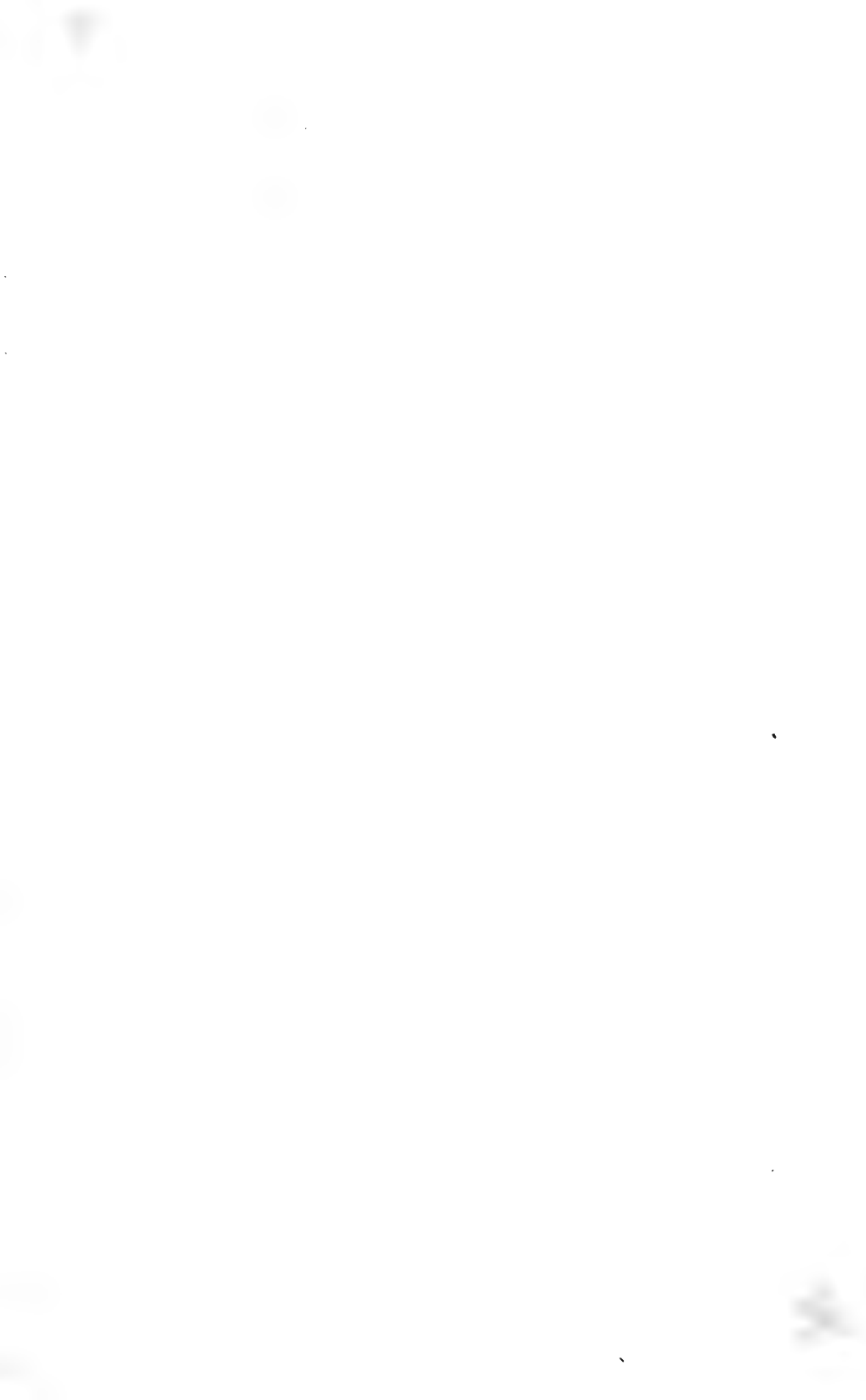


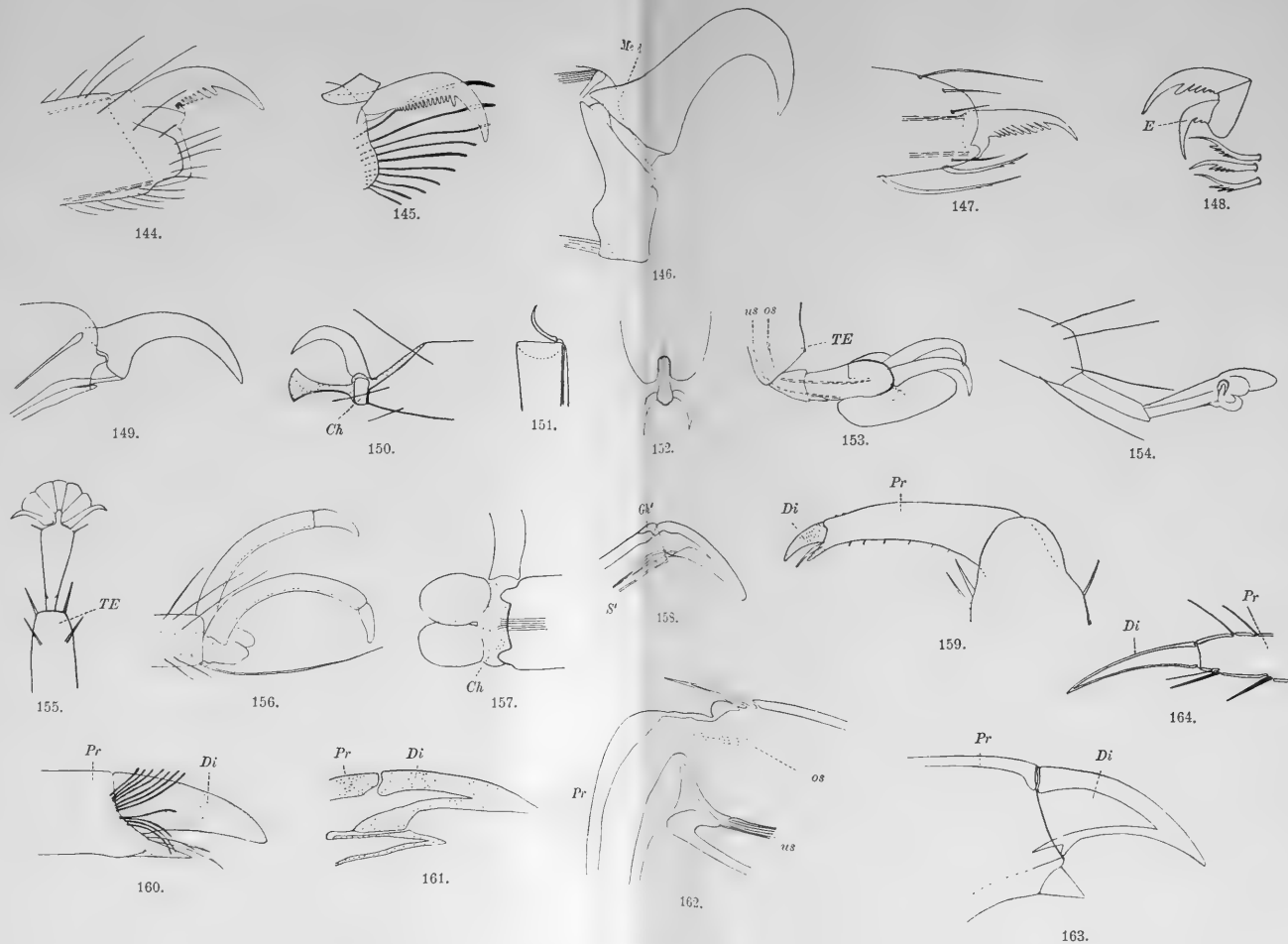
142.

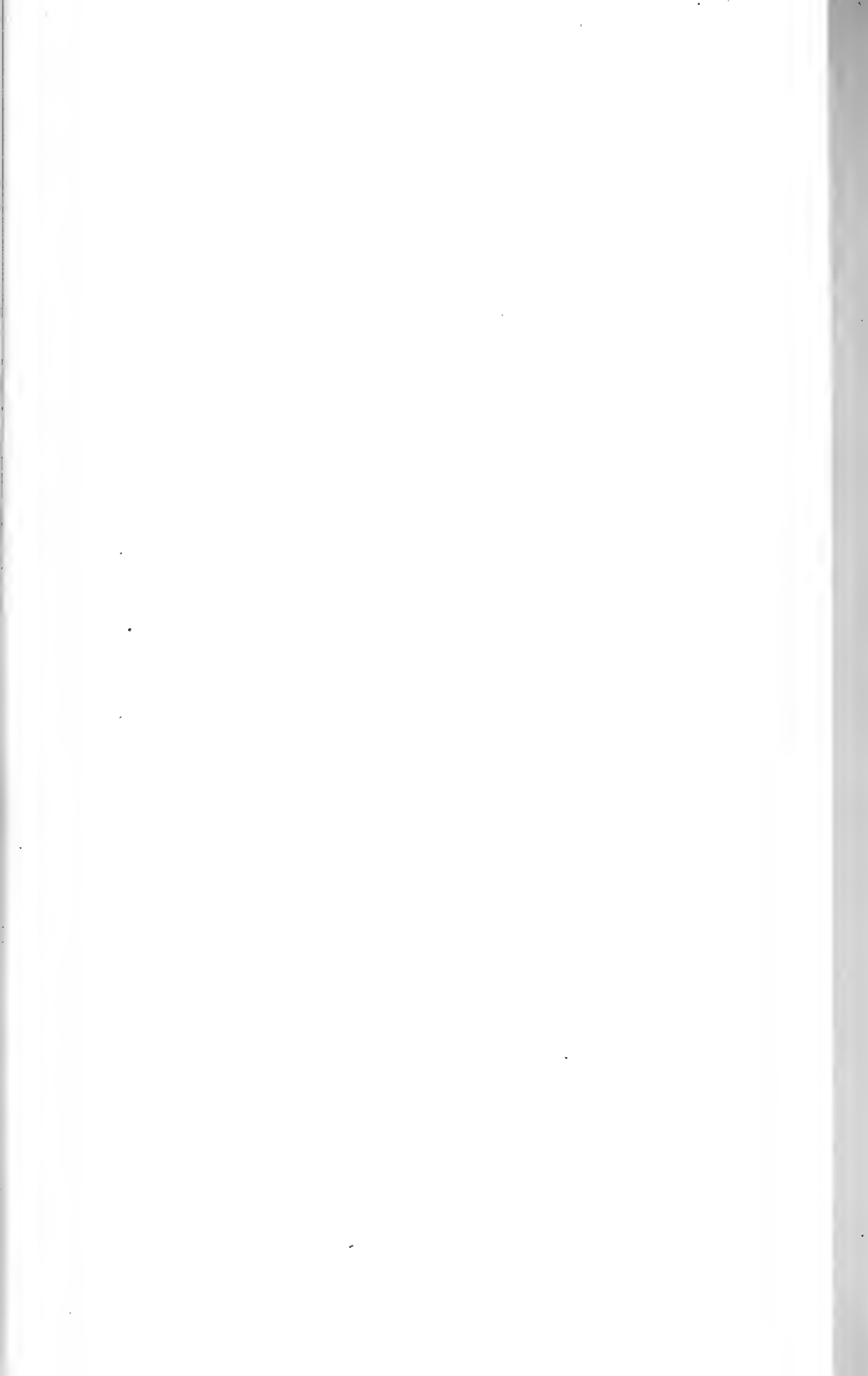


143.



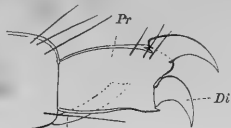




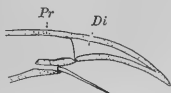




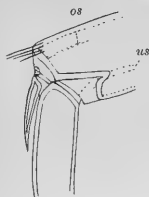
165.



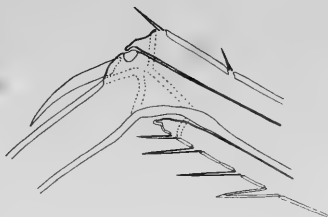
Bl 166.



167.



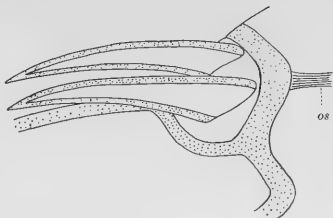
170.



168.



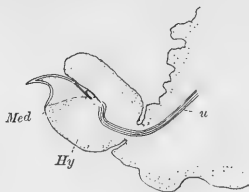
171.



169.



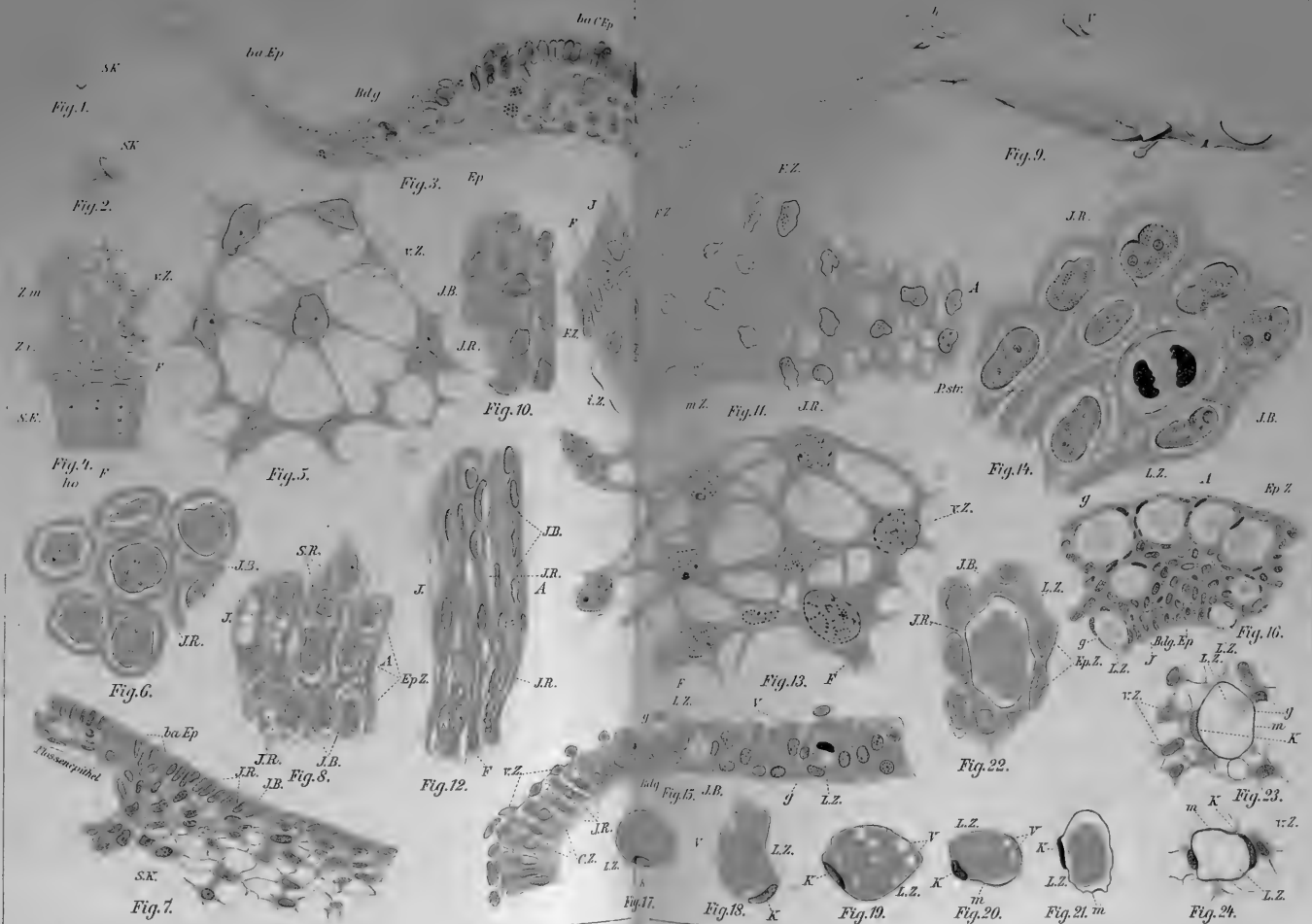
172.



174.

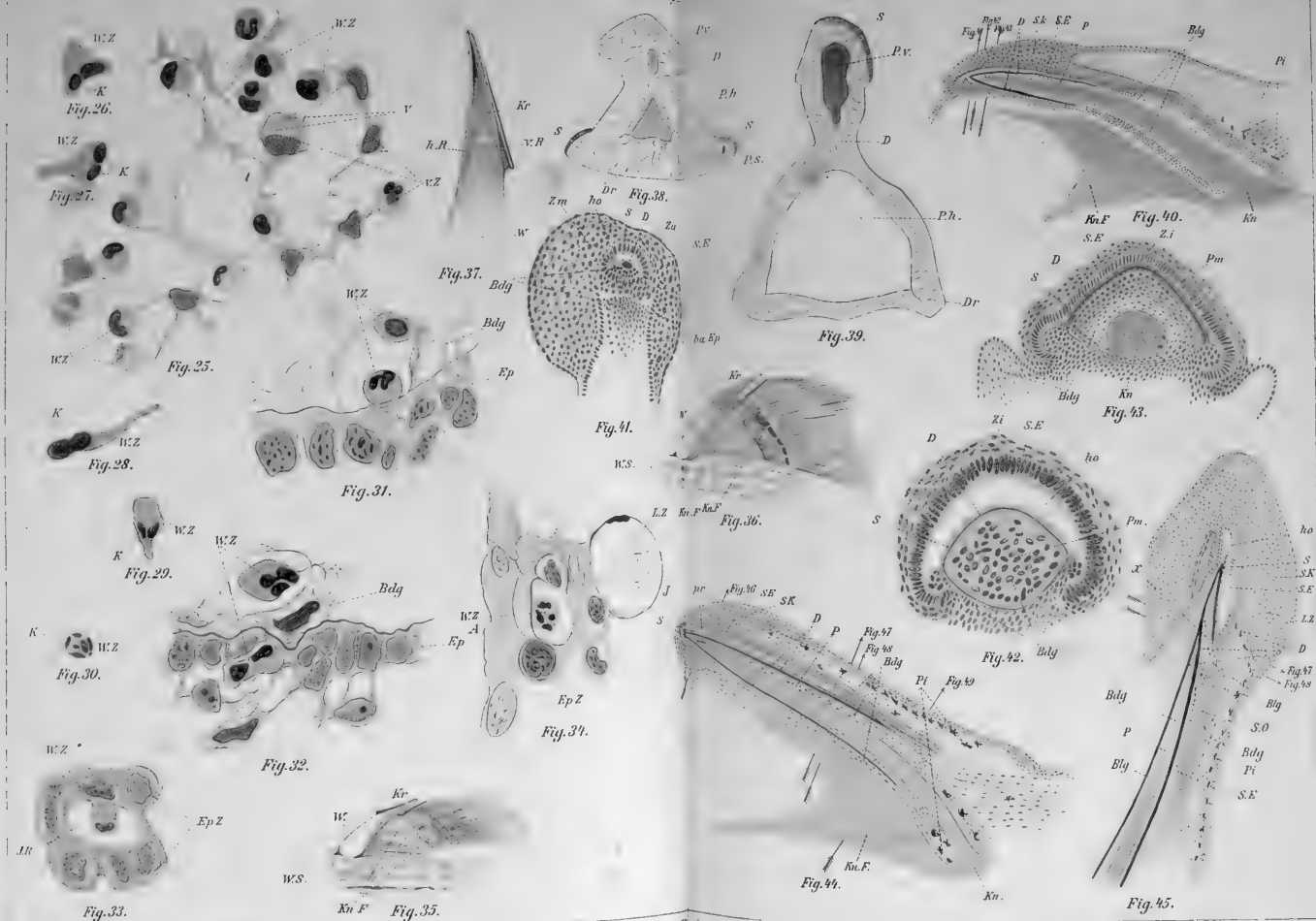


173.













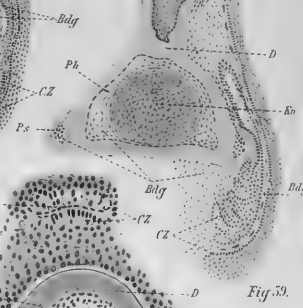
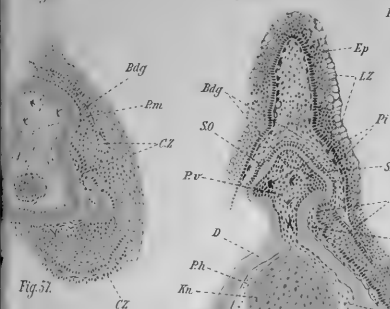
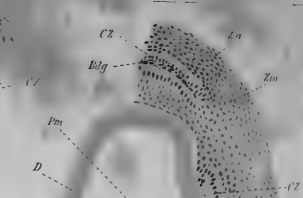
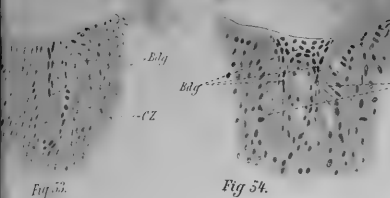
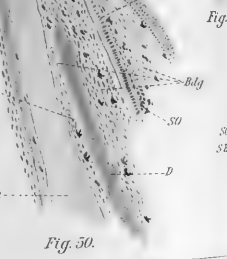
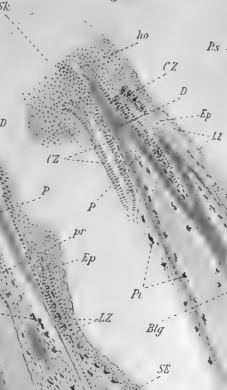
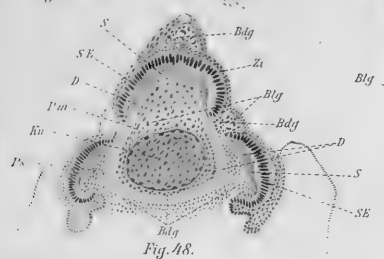
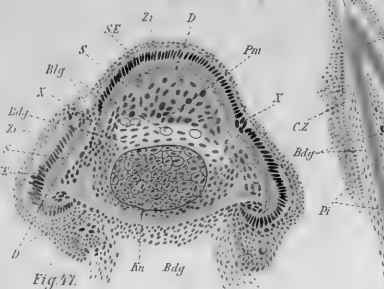




Fig. 1

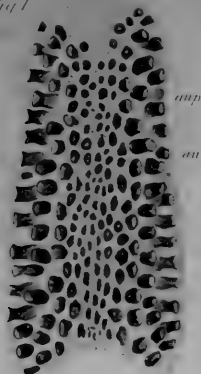


Fig. 3

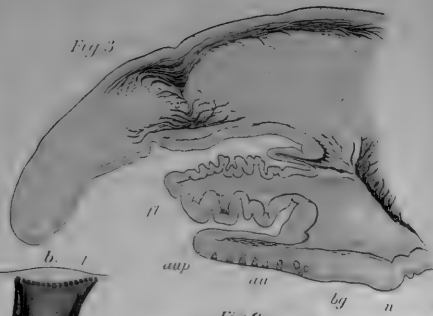


Fig. 2a.



Fig. 14.

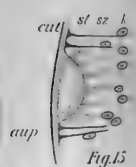


Fig. 15

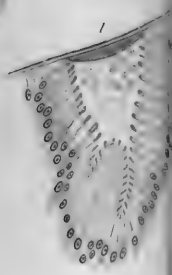


Fig. 16

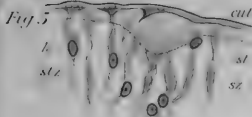


Fig. 5

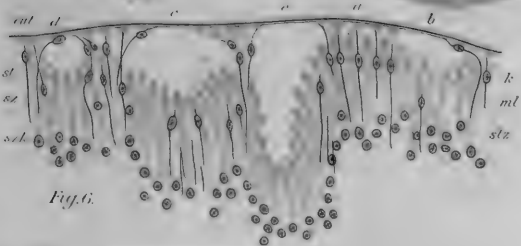


Fig. 6.

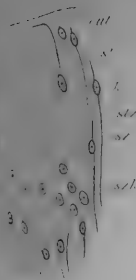


Fig. 8.

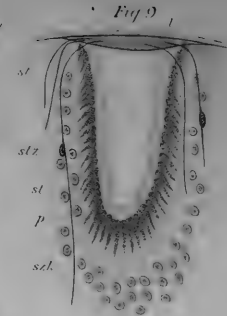
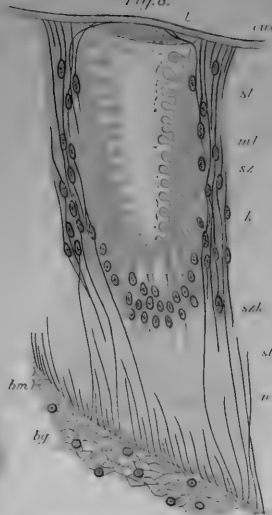


Fig. 9

Fig. 12.

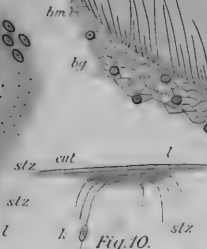
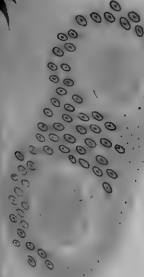


Fig. 10.

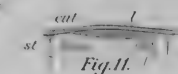


Fig. 11.

Fig. 13.

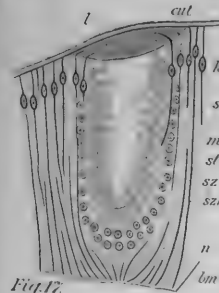


Fig. 17.

Fig. 19.

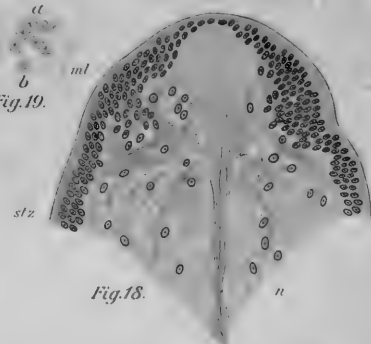


Fig. 18.

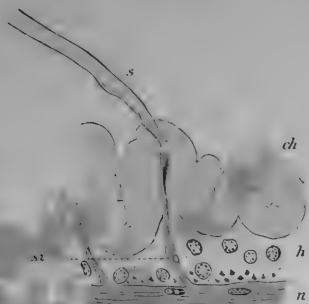


Fig. 1.

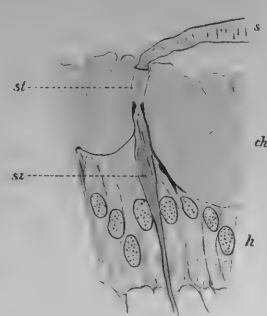


Fig. 2.



Fig. 3.

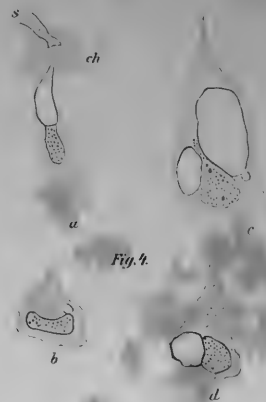


Fig. 4.

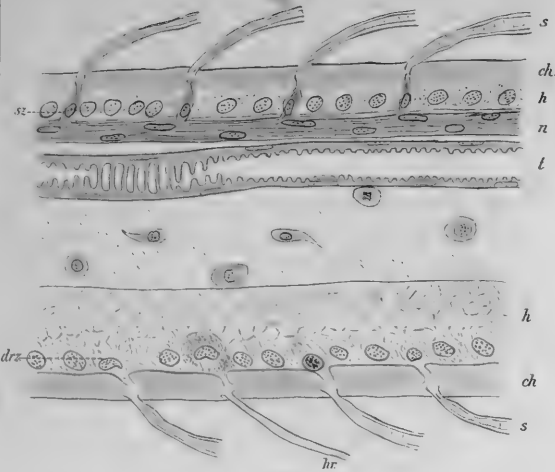


Fig. 6.

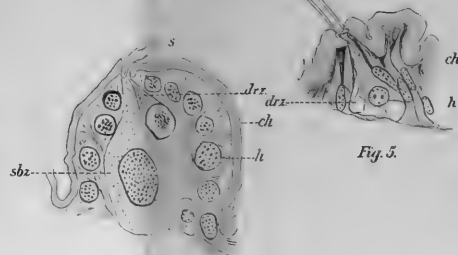


Fig. 7.

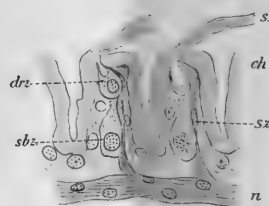


Fig. 8.

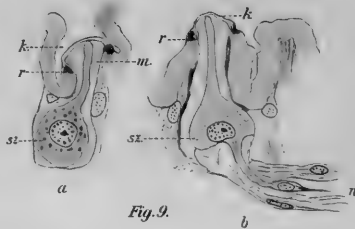


Fig. 9.

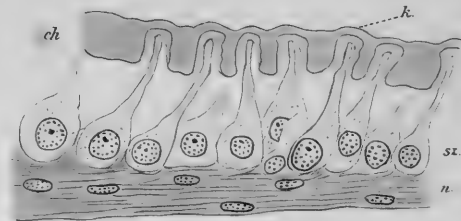
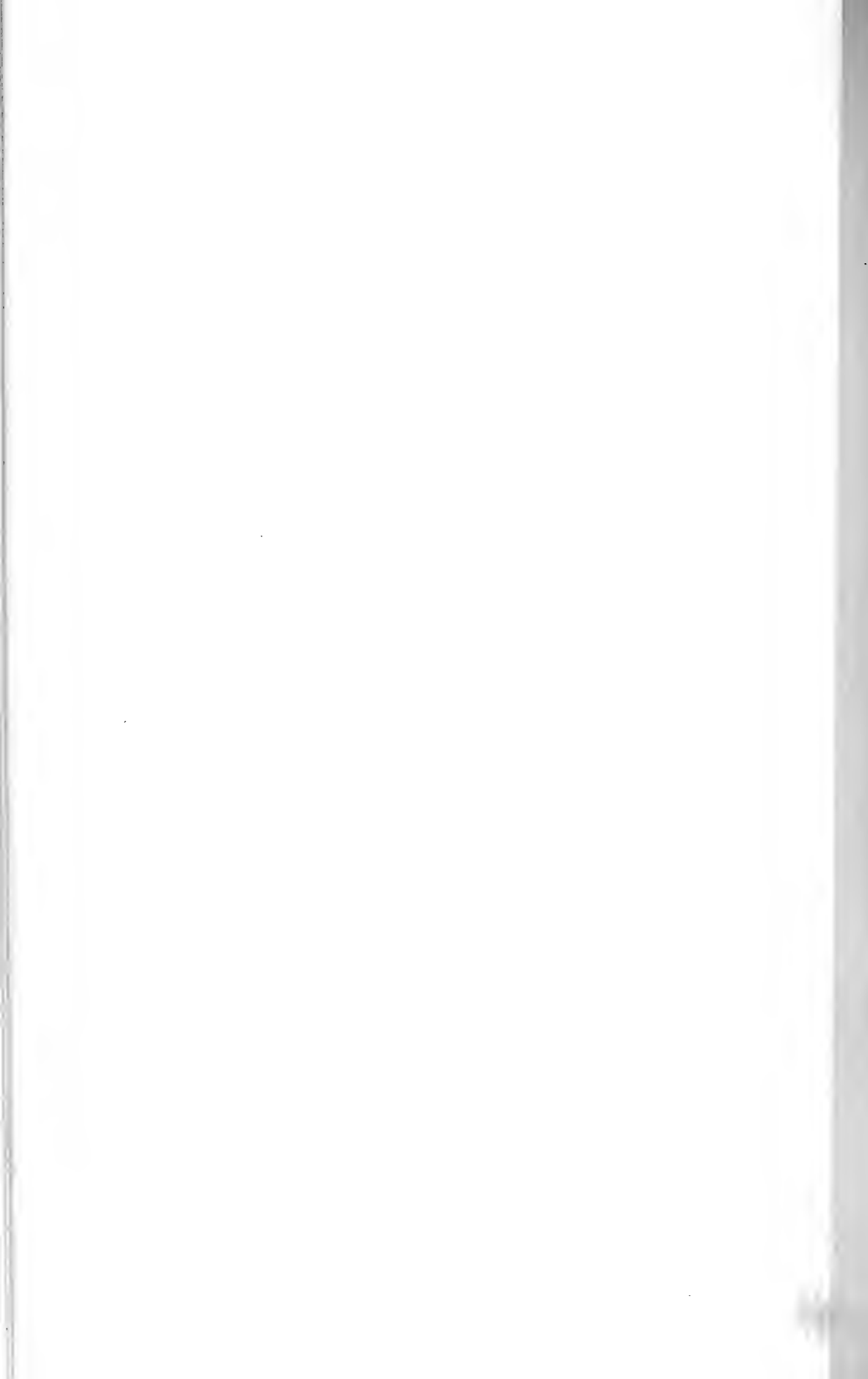
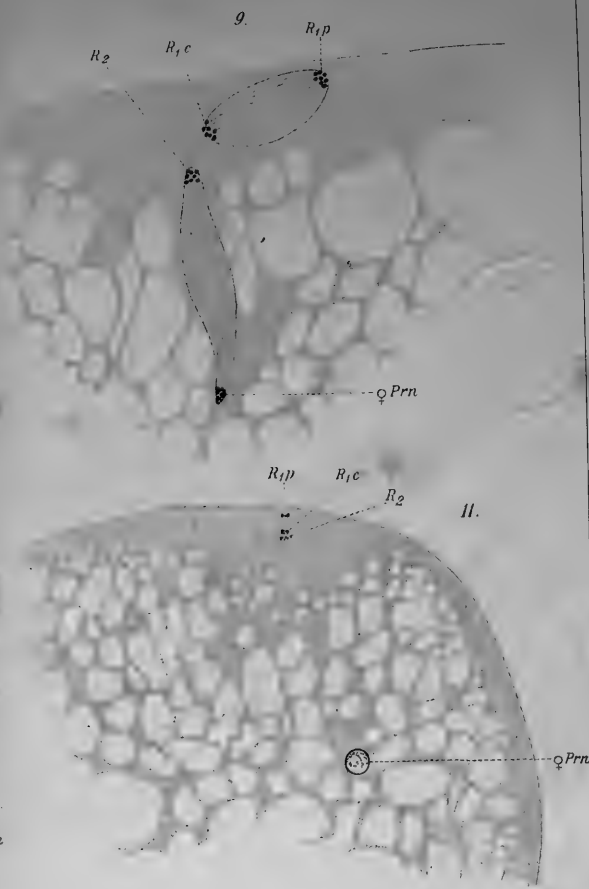
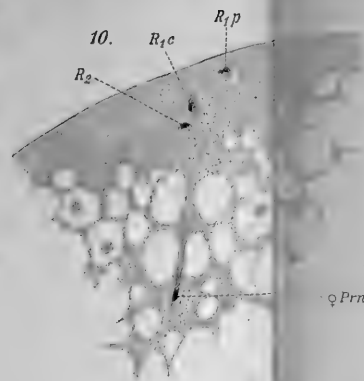
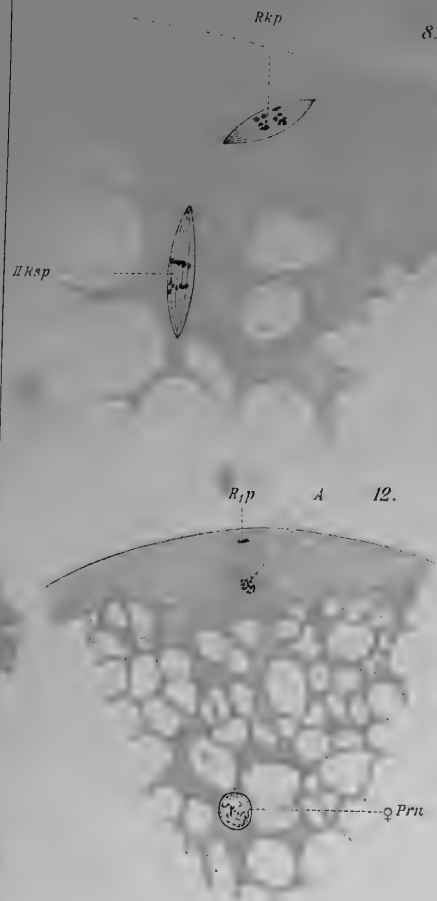
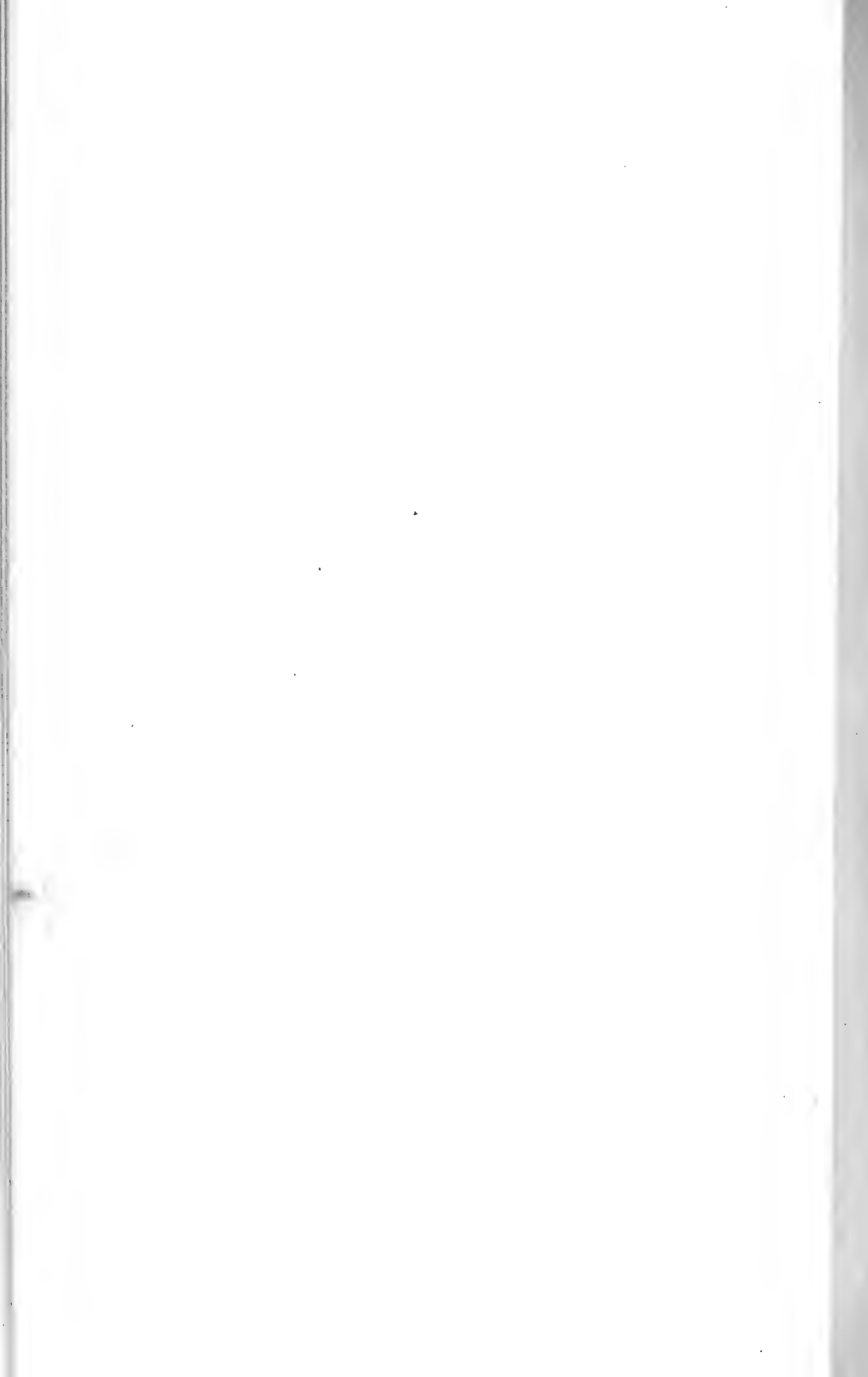


Fig. 10.

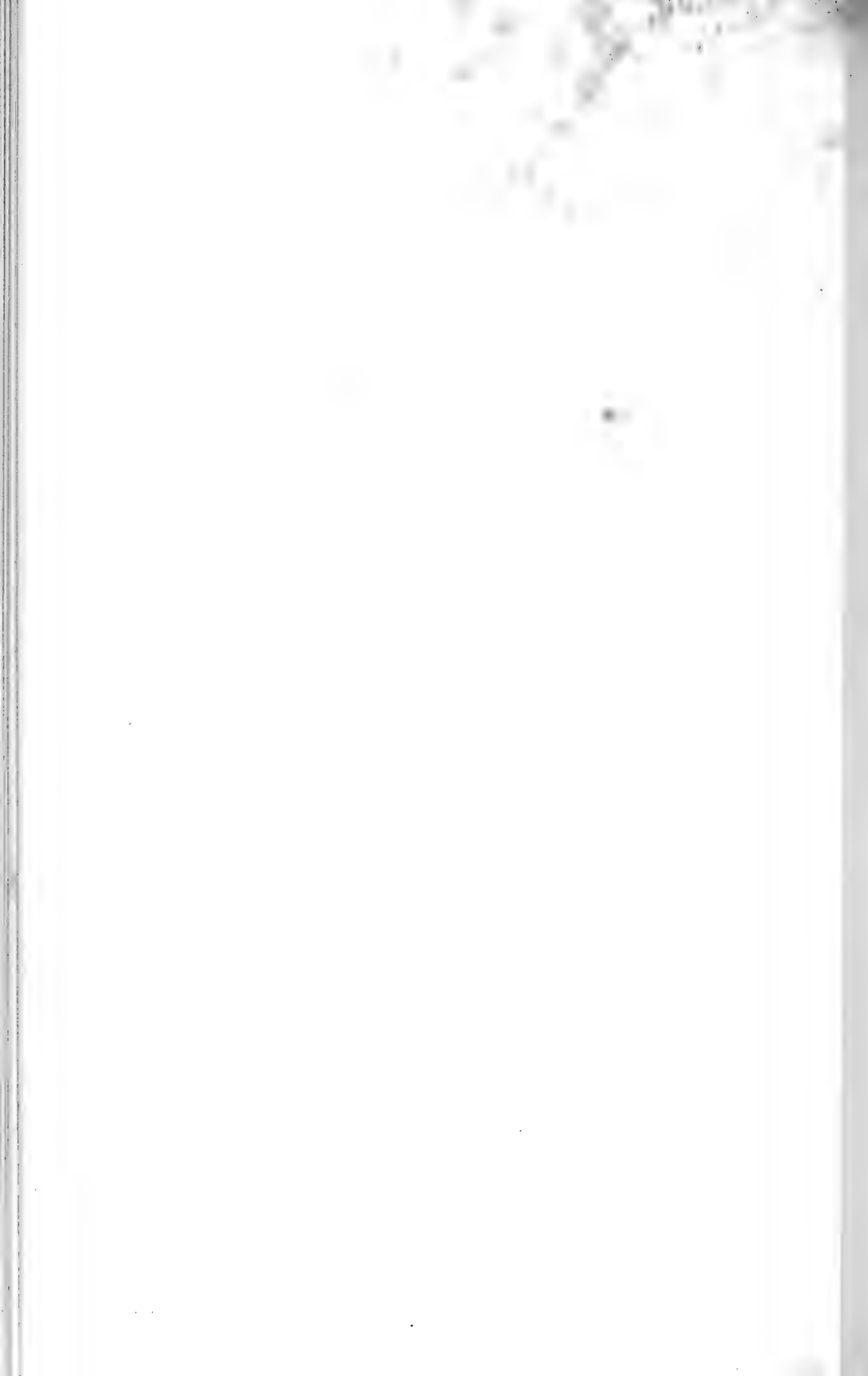








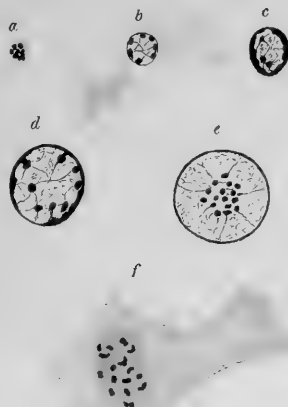




15.



16.



18.



17.



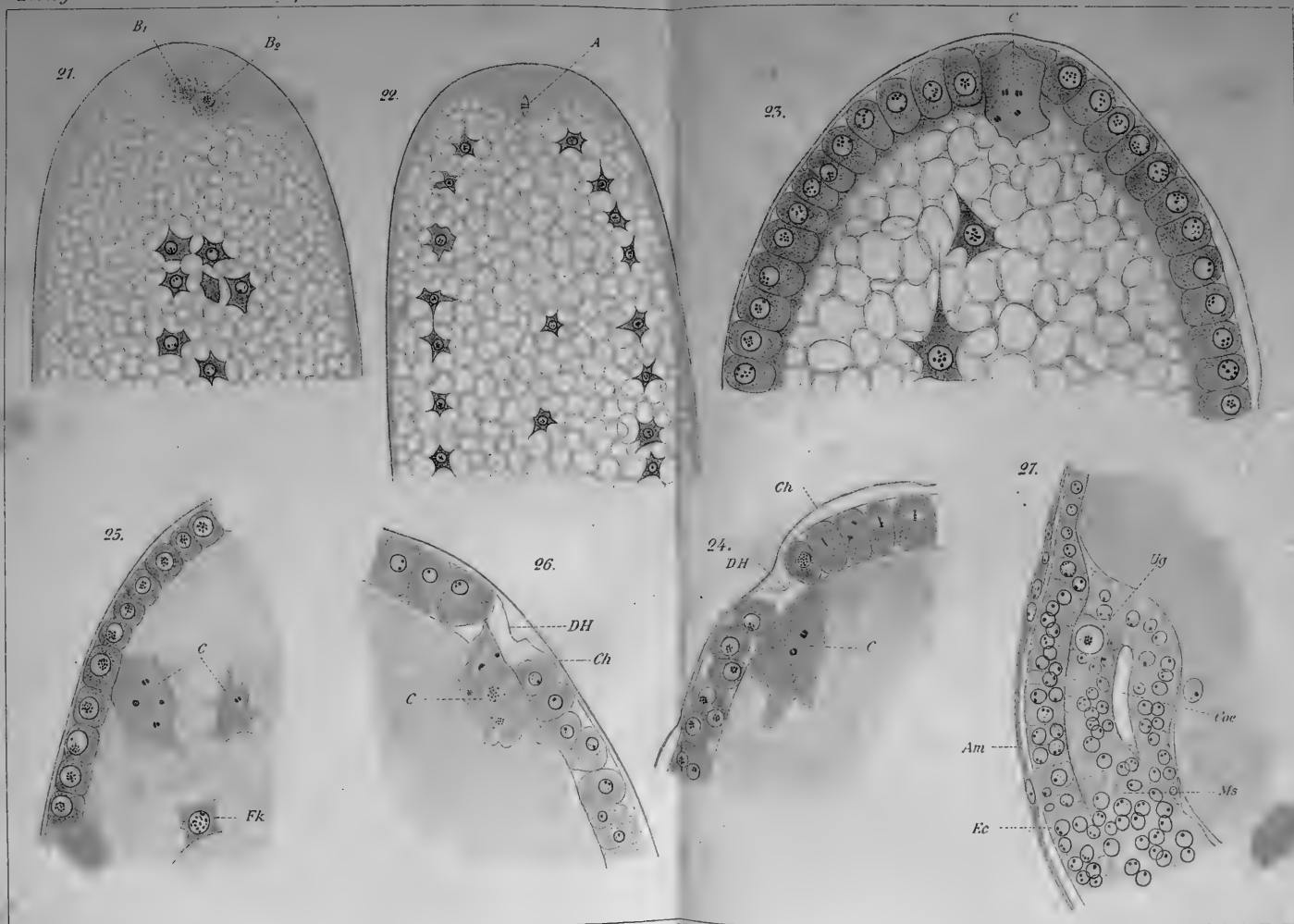
19.



20.



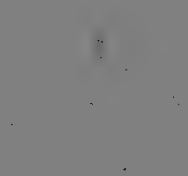




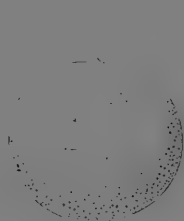




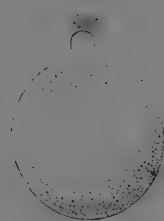
1.



2.



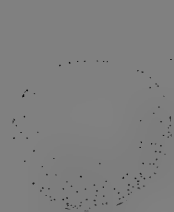
3.



4.



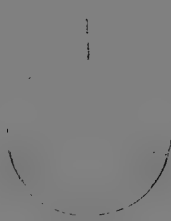
5.



6.



7.



8.



9.



10.



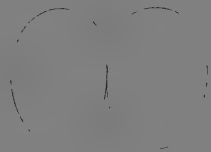
11.



12.



13.



14.



15.



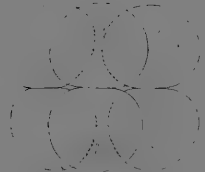
16.



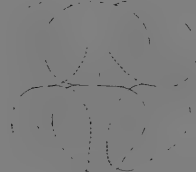
17.



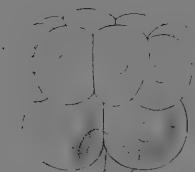
18.



19.



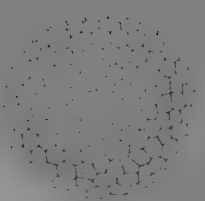
20.



21.



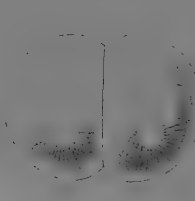
22.



23.



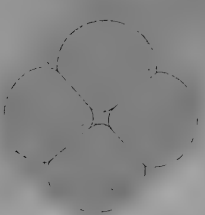
24.



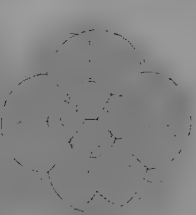
25.



26.



27.



28.





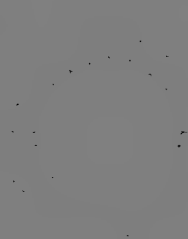
29.



30.



31.



32.



33.



34.



35.



36.



37.



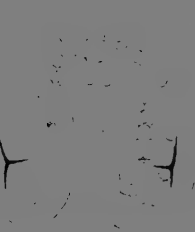
38.



39.



40.





MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04621

1601

